Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig

Zur Kenntnis der Siphonophoren

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Universität Leipzig

vorgelegt von

Hermann Heyne

Jena
Gustav Fischer
1915

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig

Zur Kenntnis der Siphonophoren

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Universität Leipzig

vorgelegt von

Hermann Heyne

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Jena
Gustav Fischer
1915

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Steche und Pfeffer.

Leipzig, den 11. November 1914.

Der Procancellar:

Zimmern.

Abdruck aus der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaften", Bd. LIV, 1916.

In seinen Arbeiten über Siphonophoren hat CHUN nachgewiesen, daß sämtliche Anhänge, sowohl die Schwimmglocken wie die Stammgruppen in bestimmten Zonen gebildet werden, die er Urknospen nennt. Aus der einen entwickeln sich die Schwimmglocken, aus der anderen die Stammgruppen. In der Urknospe differenzieren sich auch die Geschlechtsprodukte. Er schreibt in seiner letzten Arbeit (CHUN 1913, S. 37): „Da nun die Urknospe für die Stammgruppen zugleich auch die Urkeimzellen enthält, welche später auf die Gonophorenknospen übertragen werden, so bedürfen die Untersuchungen WEISMANNS über die Entstehung und Wanderung der Sexualzellen durchaus einer Ergänzung und Vertiefung, indem sie auf die Urknospen ausgedehnt werden." Aus diesem Grunde stellte mir Herr Geh.-Rat Prof. Dr. CHUN die Aufgabe, mich mit der Anlage und Bildung der Geschlechtsprodukte bei Siphonophoren zu beschäftigen.

Das Material dazu verdanke ich zum Teil Herrn Geh.-Rat CHUN, zum Teil sammelte ich es selbst in Villefranche sur mer, wo ich vom Februar bis Mai 1914 weilte. Zwar hatte ich dabei zugleich die Absicht, die Entwicklung einiger Siphonophoren zu studieren, vor allem die Frage, ob allen definitiven Glocken eine larvale heteromorphe Glocke vorausgeht, die später abgeworfen wird, wie dies CHUN für Muggiaea Kochii und Hippopodius nachgewiesen hat, eine Frage, die ja besonders interessant werden mußte beim Studium von Abyla pentagona, die sich durch so ausgeprägte polygonale Glocken auszeichnet. Aber leider gelang es mir aus Mangel an Material nicht, eine vollständige Entwicklungsreihe zu erhalten. Meine Beobachtungen bedürfen noch mancher Ergänzungen. Deshalb möchte ich mich in vorliegender

Arbeit auf meine Untersuchungen an älteren Exemplaren beschränken.

Es drängt mich, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten und geliebten Lehrer, Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. CHUN, noch nach seinem so unerwartet erfolgten Tode meinen aufrichtigsten Dank dafür auszusprechen, daß er mich in das Studium der Siphonophoren einführte, den Fortgang der Arbeit mit unermüdlichem Interesse verfolgte und mir mit vielen Ratschlägen stets zur Seite stand. Ferner danke ich Herrn Privatdozent Dr. STECHE für die reichen Anregungen, die er mir zuteil werden ließ, ebenso wie Herrn Prof. Dr. WOLTERECK und Herrn Dr. HEMPELMANN und endlich den Herren Direktor Dr. DAVIDOFF, Dr. SCHNEIDER und Dr. MIETENS für die überaus freundliche Aufnahme und das weitgehende Entgegenkommen während meines Aufenthaltes in Villefranche.

Zu den Tieren, welche sich am besten zu einem Studium der Urknospe eignen, gehört unstreitig Hippopodius hippopus. Bei ihm liegen die Verhältnisse äußerst klar und übersichtlich. Man unterscheidet einen Hauptstamm, der in seinem distalen Ende zugleich den Nährstamm darstellt, und einen Nebenstamm, der die ältesten Schwimmglocken trägt. Am Hauptstamm finden wir vorn die jüngsten Schwimmglocken und weiter abwärts, nachdem sich der Nebenstamm abgezweigt hat, die Freßpolypen, die Gonophoren und die Nesselfäden. Deckstücke und sonstige Anhänge, die bei anderen Siphonophoren vorkommen, fehlen hier. Die Anlage von Magenschlauch, Geschlechtsglocken und Fangfäden ist nun schon in der Urknospe enthalten. Diese muß also ein Gebilde sein, das sehr frühzeitig entsteht, sie kann nicht erst zuletzt auftauchen, nachdem bereits die ganze Stammgruppe mit Ausnahme des Gonophors entwickelt ist, wie MOSER (1914) meint. Diese Anschauung wird aber dadurch erklärlich, daß MOSER unter Urknospe etwas ganz anderes versteht als CHUN. MOSER bezeichnet damit nur das erste Gonophor, CHUN dagegen immer noch „die verdickte ventrale Anfangspartie unter der Stammwurzel". Um die Entwicklung der Urknospe kennen zu lernen, begann ich meine Untersuchungen bei larvalen Stadien, die Herr Geh.-Rat Chun selbst in Neapel gefangen hat. Eine Abbildung davon hat er 1913 in Fig. 6 veröffentlicht. Die definitiven heteromorphen Glocken fehlen noch; wir sehen nur die mützenförmige larvale Glocke. Der Primärpolyp, der, wie wir auch aus den Arbeiten von METSCHNIKOFF und WOLTERECK wissen, nach Bildung der

ersten Schwimmglocke aus dem Restkörper der Planula hervorgeht, und der dazu gehörige Fangfaden sind bereits entwickelt. Durch einen ganz kurzen Stiel steht ersterer mit dem Ölbehälter, der sich an dem Scheidenrande hinzieht, in Verbindung. An diesem Stiel wuchern zwei Knospen. Die der larvalen Glocke zugewandte ist die Urknospe für die Schwimmglocken (*b*), ihr gegenüber die Urknospe für die Stammgruppen (*a*). Diese letztere konnte ich an meinem Objekt gut erkennen. Als ich sie jedoch in Schnitte zerlegte, zeigte es sich, daß ich nicht die Stammgruppenknospe, sondern die Urknospe der Schwimmglocken geschnitten hatte. Durch ein Versehen sind in CHUNS Arbeit die Knospen verwechselt worden. Die fälschlich mit *b* bezeichnete, d. h. die, welche der Scheidenwand zugekehrt ist, enthält die Anlagen für die Stammgruppen, die andere, mit *a* benannte, bildet die Schwimmglocken. So hat es CHUN auch bereits früher (1888 und 1897 b) gezeichnet. Ich führe einen Schnitt durch die Schwimmglockenknospe in Taf. 1, Fig. 1 vor, da sie uns ein gutes Bild gibt von der Entstehung der Schwimmglocken. Der Schnitt ist fast senkrecht zum Stamme geführt. Dieser besitzt wenige, langgestreckte Zellen mit kleinen Kernen. Von ihm hat sich eine doppelwandige Knospe abgeschnürt. Nach außen wird sie von einem noch jungen Ektoderm abgegrenzt, dessen Zellen verhältnismäßig sehr große Kerne besitzen, während sich das Entoderm in der Form von Zylinderepithel nach innen vorwölbt. Die Kerne sind hier langgestreckt. Viele Zellen, sowohl die des Ektoderms wie die des Entoderms, befinden sich in reger Teilung. Von dem Ektoderm hat sich bereits der Glockenkern abgeschnürt und ragt nun ellipsenförmig in die Knospenhöhle hinein. An dem basalen Teile dieser großen Knospe sproßt bereits eine kleinere. Ihre Entodermzellen haben schon die zylinderförmige Gestalt, aber im Ektoderm ist noch nichts von einer Bildung des Glockenkernes zu sehen. Später schreitet die Einschnürung so weit vorwärts, daß die junge Schwimmglockenknospe ein selbständiges Gebilde wird und ein wenig seitlich von der älteren steht (Taf. 1, Fig. 3). Zwischen beiden streckt sich dann der Stamm in senkrechter und zugleich auch in wagerechter Richtung, so daß sich am Ende beide Schwimmglocken gegenüber stehen, ohne daß eine Drehung des Schwimmstammes stattgefunden hat. Die jüngste Schwimmglocke sproßt ihrerseits an der Basis wieder eine neue. Dieselben Entwicklungsstadien wiederholen sich, und auf diese Weise bildet sich die ganze Schwimmsäule, bei der

jede folgende Glocke etwas höher und gegenüber der vorhergehenden sitzt, von welcher sie umfaßt wird. Eine eigentliche Urknospe, die sich dauernd erhält, wie ich dies später für die Stammgruppen nachweisen werde, besteht also für die Schwimmglocken nicht. Man könnte demnach nur von einer Knospungszone sprechen. Jede Schwimmglocke sproßt an dem proximalen Teile der vorhergehenden. Dies geschieht zu einem bestimmten Zeitpunkte, nämlich sobald sich bei der Mutterglocke der Glockenkern gebildet hat. Im Anfang, wenn die junge Kolonie den Schutz großer Glocken recht schnell nötig hat, geht das Wachstum rasch vor sich; später, wenn die jungen Glocken nur alte, abgeworfene ersetzen sollen, schreitet es langsamer vorwärts.

Es sei mir gestattet, im Anschluß hieran einige Ansichten in der Arbeit von Moser (1914) zu besprechen. Sie stellt fest, daß „die ‚Larvenglocke' bei Hippopodius tatsächlich auffallend lange da ist, sogar auch dann noch, wenn nicht weniger denn drei hufeisenförmige Glocken vorhanden sind. Damit ist der Nachweis erbracht, daß diese Larvenglocke sich hier viel länger erhält als sonst bei irgendeiner der bisher näher bekannten Calycophoriden". Zunächst ist gar nicht bekannt, wie lange sich die Larvenglocke bei anderen Siphonophoren erhält. Wir wissen nur, daß die geringste Erschütterung genügt, sie zum Abfallen zu bringen und daß es ein ganz besonderer Glücksfall ist, sie überhaupt im Zusammenhange mit der sekundären Glocke zu erlangen. Es liegt aber doch in der Natur der Sache, daß sie sich möglichst lange erhält zum Vorteil des jungen Tieres. Denn wenn die sekundären Glocken bei Hippopodius noch klein sind, steht ihr Volumen zur Oberfläche in einem sehr ungünstigen Verhältnis. Sie können der jugendlichen Kolonie nicht hinreichenden Schutz gewähren. Nur bei den ältesten ist die Glockenhöhle geöffnet, aber ihre Wände sind noch so dick, daß sie kaum Schwimmbewegungen auszuführen oder auch nur das Tier zu tragen vermögen. Es liegt also sehr im Interesse der Siphonophore, ihre Larvenglocke recht lange zu erhalten, damit diese die Funktionen übernimmt, die später den heteromorphen Glocken zufallen. Ferner möchte ich nicht gelten lassen, daß der Wechsel der Oberglocke nur eine Ausnahme sei. Dazu ist die Zahl der Ausnahmen zu groß. Ich selbst habe ein Abwerfen sowohl der Ober- wie der Unterglocken mehrfach beobachtet. Diphyes subtiles verloren beide Glocken in der Gefangenschaft, aber am folgenden Tage war die Bildung eines Ersatzes schon beträchtlich weit fort-

geschritten. Leider lebt diese zarte Siphonophore in dem Glase nur kurze Zeit, so daß eine längere Beobachtung unmöglich ist. Ebenso erging es mir bei Praya. Eine Galeolaria aurantiaca warf einen Tag nach dem Auffischen die Unterglocke ab, am dritten aber hatte die Ersatzunterglocke schon die halbe Länge der erwachsenen erreicht. Bald darnach fiel die Oberglocke ab, so daß das Tier nur von der jungen Unterglocke getragen wurde. Am 8. Tage hatte sich die neue Oberglocke von der Knospe aus fast vollständig entwickelt. Ich erhielt dieselben Resultate, die früher schon KOROTNEFF (1884) abgebildet hat. Auch CHUN führt eine längere Reihe von Beispielen für den Wechsel der Oberglocken an. Bei Diphyes Sieboldii kann man die Erneuerung der Unterglocke stets beobachten. Um sie nun auch zu einer Neubildung der Oberglocke zu zwingen, trennte ich diese durch einen Schnitt dicht am Beginn des Stammes ab. Am nächsten Tage waren trotz der großen Zahl, an der ich die Operation ausgeführt hatte, sämtliche Tiere vollständig abgestorben. Bei den Wiederholungen des Versuches trat dasselbe ein. Ähnlich wird es auch bei Abyla pentagona sein. Man kann einen Wechsel der Oberglocke aber nicht als Ausnahme hinstellen, sondern müßte in dieser Beziehung zwei Gruppen bilden, die sich gleichwertig gegenüberstehen. Bei einem festen Verbande beider Glocken wird nur die untere gewechselt (Diphyes Sieboldii, Abyla pentagona), bei einem lockeren dagegen die obere und die untere, wie es CHUN schon früher festgestellt hat.

Daß Diphyes Sieboldii nach Abtrennung der Oberglocke so schnell stirbt, kann seinen Grund nicht nur darin haben, daß sie des Hauptapparates für die Lokomotion beraubt wurde; denn ich habe eine ganz junge Calycophoride, die ihre larvale Glocke abgeworfen hatte, ehe die sekundäre heteromorphe entwickelt war, tagelang am Leben erhalten. Ich sehe die Ursache vielmehr in dem gleichzeitigen Verluste des Ölbehälters. Dieser wird sicherlich erst in zweiter Linie als statisches Organ funktionieren. Er wird vor allen Dingen, wie auch MOSER (1914) annimmt, dazu dienen, schon vorgedaute Nahrungsstoffe aufzuspeichern, die später einmal, wenn der Erwerb von Beute erschwert ist, verbraucht werden. Diphyiden, die gefischt wurden, nachdem das Meer längere Zeit unruhig gewesen war, besaßen selten einen Öltropfen. Bei anderen, die mehrere Tage in Gefangenschaft gehalten worden waren, nahm sein Volumen ab. Bei Abyla konnte ich zweimal sehen, wie sich Perlen von dem Öltropfen trennten, in den Be-

hälter übertraten und von da in winzigen Kügelchen den Stamm hinabrollten und in die einzelnen Anhänge eindrangen. Chun hat dieselbe Beobachtung beschrieben (1891), er nimmt jedoch eine Bewegung gerade in der entgegengesetzten Richtung an, da er glaubt, die Ölabscheidungen könnten nur als hydrostatischer Apparat dienen. Andererseits sind die terminalen Endknöpfe des Ölbehälters nur bei ausgewachsenen Siphonophoren prall mit Öl gefüllt, bei jüngeren Stadien, die sehr viel Nährstoff zu ihrer Entwicklung verbrauchen, ragen sie schmal, fast ohne Öl, in die Höhe. Bei solchen Siphonophoren, die die Ober- und Unterglocke sehr leicht abwerfen, wird der Ölbehälter bei weitem nicht so groß. Es wäre ja auch sehr unvorteilhaft, Vorräte anzusammeln, die bald verloren gehen können. Eine solche Aufspeicherung von Nahrungsstoffen nützt nur denen, die ihre Oberglocken dauernd behalten wie Diphyes Sieb. und Abyla pent.

Nach dieser Abschweifung wollen wir zu der Besprechung des larvalen Stadiums von Hippopodius zurückkehren. Seite 3 war die Entstehung der Glocken beschrieben worden. Ein Stück weiter unterhalb der Schwimmglockenanlage, jedoch oberhalb des primären Fangfadens, finden wir an dem sehr kurzen Nährstamm die Urknospe für die Stammgruppen. Diese hat bei älteren Tieren eine nierenförmige Gestalt, wie wir an Taf. 1, Fig. 4 sehen. Während sie am proximalen Teile glatt ist, zeigt sie distalwärts Kerben, indem sie sich in eine Reihe von sukzessive an Größe zunehmenden Knospen zerlegt. Sie enthält bereits Geschlechtsprodukte. Anders bei dem larvalen Exemplar. Hier hat sich vom Stamm eine eiförmige, doppelschichtige Knospe abgeschnürt (Taf. 1, Fig. 2). Sie ist noch sehr klein. Bei meinen Stadien betrug ihre größte Ausdehnung 0,153 mm. Im Gegensatz zu den Stammzellen setzt sie sich aus großen, zylinderförmigen Zellen mit großen Kernen zusammen, die am distalen Ende am größten sind. Sie befinden sich in fortwährender Teilung, aber sie sind noch nicht so weit differenziert, daß sie nur eine Möglichkeit der Ausbildung zuließen. Von Geschlechtszellen ist keine Spur zu sehen. Die Anlage der Urknospe muß durch Teilung ihrer Zellen um ein beträchtliches Stück wachsen. Erst nachdem dies geschehen ist, beginnt eine Differenzierung in Epithel- und in Geschlechtszellen. Leider fehlten mir diese Übergangsstadien. Man kann sich aber sehr wohl vorstellen, daß die Urknospe, sobald sie eine bestimmte Größe erreicht hat, nicht mehr in senkrechter Richtung zum Stamm weiterwächst, sondern breiter

wird und die endgültige, nierenförmige Gestalt annimmt. Der Stamm selbst streckt sich nur langsam. Deshalb staut sich die ganze Masse der Urknospe, die vom proximalen Teile her immer neuen Nachschub erhält, mehr und mehr, und es bilden sich Ausbuchtungen, die zunächst in spiraler Erhebung sich vom Stamm entfernen (Taf. 1, Fig. 3*u*), aber durch ihre Hohlräume in Verbindung mit der Urknospe bleiben. Erst später rücken sie ganz allmählich am Stamme herunter.

Wie die Verhältnisse an einem ausgewachsenen Exemplar liegen, zeigt Taf. 1, Fig. 3, die nach einem fast gar nicht kontrahierten Tiere gezeichnet ist. Der Einfachheit halber sind die Schwimmglocken weggelassen, nur die drei jüngsten und die Ansatzstellen der älteren sind abgebildet. S_1 ist die jüngste, sie hat sich gerade von S_2 abgeschnürt, hängt aber noch im proximalen Teile mit ihr zusammen. S_3, von der S_2 sich getrennt hat, ist schon ein Stück von dieser abgerückt. Bedeutend weiter distalwärts befindet sich die Ansatzstelle von S_4, der dann S_5 bis S_8 folgen. Richter schreibt, daß er die Trennung des Hauptstammes vom Nebenstamm stets unterhalb der vierten Schwimmglocke angetroffen hätte. Dieselbe Regelmäßigkeit habe ich auch bei mir konstatieren können. Wie aus Taf. 1, Fig. 3 ersichtlich ist, sendet der Hauptstamm, d. h. derjenige, an welchem Schwimmglocken und Stammgruppen knospen, die meisten Fasern in den Nährstamm hinüber, während nur ein Teil nach der Ansatzstelle von S_5 verläuft. Von da geht der Nebenschwimmstamm über den Hauptstamm hinweg nach S_6. Bei *c* liegt der Nährstamm also zwischen den Fasern, die von ihm nach S_5 gehen, und dem freien Verbindungsstück von S_5 zu S_6, gleichsam wie in einer Gabel, so daß man ihn mit Leichtigkeit herausdrücken kann. Später sproßt an dem basalen Teile von S_1 in der oben angegebenen Weise eine neue Schwimmglocke und S_3 wird gestielt. Ihre Entfernung von den jüngeren Glocken vergrößert sich ständig, weil der Stamm zwischen ihnen sich gleichzeitig nach vorwärts streckt, d. h. in der Richtung von der Trennungsstelle von Haupt- und Nebenstamm nach der Knospungszone der Schwimmglocken zu. Dann lösen sich vom Hauptstamm die Fasern, die von ihm nach S_5 gehen, mehr und mehr ab. Sie bilden ein Bündel, das, abgesondert vom Hauptstamm, nur bei S_4 angewachsen ist. Da sich bei der Weiterentwicklung auch der Stiel von S_4 verlängert, entsteht eine neue Gabel, die gebildet wird von den Fasern, die vom Hauptstamm nach S_4 gehen,

und dem nunmehr freien Stück S_4 zu S_5. Die Trennungsstelle der beiden Stämme ist weiter nach vorn verlegt und die Faserscheide bei S_5 verwächst genau so, wie dies früher bei S_6 der Fall gewesen ist. Beide Stämme umschlingen sich gegenseitig. Je weniger der Stamm zusammengezogen ist, desto geringere eigene Torsion zeigt er. Diese scheint demnach nur eine Folge der Kontraktion zu sein.

Etwas unterhalb der Trennungsstelle der beiden Stämme hat sich die Urknospe für die Stammgruppen ausgebuchtet. Sie besitzt nierenförmige Gestalt, wie aus Taf. 1, Fig. 3 und 4 ersichtlich ist. Im proximalen Teile sind ihre Grenzen glatt, distalwärts dagegen zeigt sie Kerben, die immer mehr an Größe zunehmen, je weiter sie sich entfernen. Das Ektoderm des Stammes, der in Taf. 1, Fig. 4 mit geschnitten ist, besteht aus langgestreckten Zellen mit wenigen, zum Teil ganz an den Rand gedrückten Kernen von geringer Größe. Ganz ähnlich verhält sich das Entoderm. Dagegen ist die Stützlamelle, die sich bei Behandlung mit Heidenhain und Orange G durch intensive Gelbfärbung kenntlich macht, im Verhältnis zu den beiden anderen Schichten sehr breit. In der Urknospe ist es umgekehrt. Die Stützlamelle bildet eine ganz zarte Schicht, häufig kaum zu erkennen. Sie zeigt keine gerade Linie, sondern sie wird durch die Zellen, die sich vom Ektoderm her ganz unregelmäßig an sie herandrängen, zu einem geschlängelten Verlauf gezwungen (Taf. 1, Fig. 5). Das Ektoderm ist zum mindesten im basalen Teil der Urknospe mehrschichtig (Taf. 1, Fig. 4 und 5*b*). Zwei bis drei Reihen kubischer Zellen liegen übereinander. Erst distalwärts wird es streng einschichtig. Die Kerne sind groß, einige bei Anwendung von Heidenhain und Orange G dunkelblau, andere hell und braunrot gefärbt, ein deutliches Zeichen dafür, daß hier bereits eine teilweise Differenzierung stattgefunden hat. Viele Zellen verharren aber noch im embryonalen Zustande; denn bei einem Vergleich mit den Ektodermzellen älterer Gonophoren und Polypen zeigt es sich, daß die letzteren bedeutend kleiner sind. Wie das Ektoderm, so ist auch das Entoderm im basalen Teile der Urknospe vielschichtig, nur mit dem Unterschiede, daß auch weiter distalwärts mindestens zwei Lagen von Zellen übereinander liegen. Außerdem macht sich eine klare Differenzierung bemerkbar. Im basalen Stück ähneln die Zellen denen des Ektoderms sehr; es finden sich zwar auch größere und kleinere, aber der Unterschied ist noch nicht so bedeutend wie in den vorgerückteren Stadien, wo die Keimzellen

fast den ganzen Platz wegnehmen. Helle und dunkel gefärbte Kerne wechseln ab. Allmählich nehmen die hellen an Größe zu, die dunklen dagegen ab. Zuletzt überwiegen die ersteren. Diese entwickeln sich als Eizellen weiter. Bald liegen sie in einer Schicht da, nur durch die Stützlamelle vom Ektoderm getrennt. Nach der Leibeshöhle hin aber werden sie von Epithelzellen begrenzt, die nur wenig Plasma und kleine Kerne besitzen. Dabei bemerkt man eine eigentümliche Anordnung der Keimzellen. Sie liegen nämlich auf dem Schnitt zu je 6—8 in Nestern beisammen (Taf. 1, Fig. 4). Dazwischen schieben sich andere, kleinere Zellen ein. Diese wuchern bald so stark, daß sie eine deutliche Ausbuchtung hervorbringen. Wir erkennen in ihnen die Anlagen der Freßpolypen, die man schon sehr frühzeitig sieht. In Fig. 4, Taf. 1 sind sie in großer Anzahl vertreten. Gewöhnlich liegt das entodermale Epithel, das die Keimzellen nach der Leibeshöhle zu begrenzt, in einer einfachen, geraden Schicht da. Bei p_1, weit in dem basalen Teile der Urknospe, beginnen die Epithelzellen sich anzuhäufen, ebenso bei p_2 und p_3. Bei p_4 haben sie die Eizellen auseinandergedrängt und grenzen nun an die Stützlamelle. Bei p_5 zeigt sich diese Wucherung auch im Ektoderm, so daß dieses sich auszubuchten beginnt (p_6). Zugleich drängt auch das zukünftige Gonophor nach außen. Um sich gegenseitig nicht in der Ausbreitung zu hemmen, biegt die eine Gruppe von Gonophor und Freßpolyp — in der Wachstumsrichtung gesehen — etwas nach links, die andere nach rechts aus. Dabei hat man den Eindruck, als ob jede Gruppe für sich zunächst eine Knospe bilde (Taf. 1, Fig. 4 $p_8 + g_8$), in der sich erst später Geschlechtsglocken und Magenschlauch voneinander trennen. Diese Anschauung erhält man auch bei Betrachtung des Totalpräparates, namentlich, wenn es nicht vollkommen gestreckt ist. Dann zeigen die jungen Gruppen ein Aussehen wie in Taf. 1, Fig. 3 $p + gon$ ♀. Proximal liegt das Gonophor, distal der Polyp. Andererseits kann man mit Moser im Gegensatz zu Chun der Meinung sein, daß Geschlechtsglocke und Magenschlauch getrennt angelegt werden. Denn sobald die Eizellen sich zu Nestern zu gruppieren beginnen, tritt auch die Anlage des Polypen auf, und die gleichzeitige Erhebung der Gruppe braucht nur eine sekundäre Erscheinung zu sein. Während bei Abyla sich der Polyp von vornherein mächtig entwickelt, die Knospe von Deckstück + Gonophor dagegen klein bleibt, liegen in der Gonophorenanlage von Hippopodius bereits große Keimzellen, und der Magenschlauch nimmt ganz wenig

Platz ein. Auch noch weiter distalwärts herrscht dasselbe Verhältnis (Taf. 1, Fig. 3). Allerdings währt es dann nicht mehr ange, so sind beide gleich groß, und bald hat der Freßpolyp das Gonophor, das nur langsam wächst, an Größe bedeutend überholt. Je weiter die einzelnen Gruppen von der Urknospe abrücken, desto mehr vergrößert sich auch ihr Abstand untereinander. An der Basis der weiblichen Gonophoren, die weiter stammabwärts sitzen, erkennen wir die männlichen (Taf. 1, Fig. 3 ♂ *gon*). Sie knospen an der weiblichen Geschlechtsglocke genau so, wie es oben von den jungen Schwimmglocken geschildert wurde. An der letzten Stammgruppe sind sogar schon zwei zu erkennen, zu denen ganz am Ende des Stammes noch ein drittes hinzukommen kann. Über die Bildung der Gonophoren will ich im Anschluß an die Entstehung der Geschlechtszellen sprechen. Zuletzt, nachdem Polypen und Geschlechtsglocken schon weit vorgeschritten sind, treten die Anlagen der Fangfäden auf. Sie zeigen sich als kleine Erhebungen an der Basis der Magenschläuche (Taf. 1, Fig. 3 *t*), entwickeln sich aber bald zu den lang herabhängenden Tentakeln.

Bemerkungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Siphonophoren finden sich bei verschiedenen Forschern. Aber nur fünf Arbeiten gehen auf dieses Thema genauer ein, nämlich die von Müller 1871, Weismann 1883, Chun 1891, Steche 1907 und Richter 1907. Während Chun Stephanophyes superba und Steche nur Rhizophysalien bearbeiteten, zogen die übrigen drei auch Hippopodius in den Kreis ihrer Betrachtungen. Alle drei bringen verschiedene Ergebnisse. Müllers Arbeit wurde dadurch beeinträchtigt, daß er nur lebendes Material verwendete und deshalb lediglich große Keimzellen erkennen konnte. Er glaubte an eine Entstehung der Eizellen im Ektoderm des Manubriums, weil er das Ektoderm, das den Spadix junger Gonophoren umhüllte, aus einer homogenen, durchscheinenden Substanz bestehend fand, wie er dies auf Taf. XIII, Fig. 1 *b* abbildet, während in älteren Knospen an dieser Stelle Keimzellen lagen. Er war der Meinung, das ganze Gonophor sei ursprünglich homogenes Plasma und differenziere sich später in Zellkörper (Taf. XIII, Fig. 1 *a*). Zuletzt entstehe in jedem ein Keimbläschen. In Wirklichkeit bestand sein „homogenes und durchscheinendes Plasma" aus schon hochdifferenzierten Eizellen.

Darauf deutet auch Weismann hin. In den von Müller beobachteten Stadien lägen zwar die Keimzellen wirklich im Ektoderm des Manubriums, aber Ort und Art und Weise der Ent-

stehung seien nicht richtig beobachtet. Weismann behauptet, daß die Eizellen im Entoderm und aus Entodermelementen entstehen und erst in einem späteren Stadium ins Ektoderm auswandern. Er fand am oberen Stammende in der Nähe des Vegetationspunktes der Individuengruppen einen vom Stamm entspringenden, doppelwandigen Blindsack, an dem sich die jüngsten Stadien der Geschlechtsknospen schwach ausbuchten. Dieser Blindsack ist der Stiel der späteren Gonophorentraube, d. h. das Individuum, welches die Geschlechtsknospen hervorbringt. Das Ektoderm dieser Knospen ist dünn und einschichtig, während im Entoderm zwei bis drei Schichten heller großkerniger Zellen übereinanderliegen. Dem Anschein nach aber sollen sich alle entodermalen Schichten gleich verhalten und sich nicht von den jungen Entodermzellen der Nachbarschaft unterscheiden. Eine äußerlich erkennbare Differenzierung in Geschlechts- und Epithelzellen erfolgt erst später. Als Beweis bringt Weismann die Abbildung eines jungen männlichen Gonophors. Er führt weiterhin aus, wie die erste sexuelle Differenzierung sich darin zeigt, daß einzelne Entodermzellen matter, plasmareicher erscheinen und sich stärker färben. Darauf wandelt sich der Kern in das Keimbläschen um. Die jungen Eizellen liegen teilweise noch in zwei Schichten und begrenzen nicht selten die Leibeshöhle. Unregelmäßig sind zwischen sie die blasigen, hellen Epithelzellen eingesprengt. Allmählich ordnen sich die Keimzellen einschichtig an und Epithelzellen überwachsen sie gegen die Leibeshöhle hin. Diese Epithellage ist anfangs noch dünn und wird erst später zu einem dichtgedrängten Zylinderepithel. Nur an der Spitze weichen schon jetzt die Eizellen auseinander und machen einem Gewölbe von Zylinderepithel, der Entodermkuppe, Platz. Nach dieser Anordnung bildet sich über der Entodermkuppe eine ektodermale Wucherung, der Glockenkern. Zuerst ist dieser wie bei anderen Hydromedusen völlig solid, drängt sich aber immer mehr in die Entodermkuppe ein und spaltet sich schließlich zu einer flachen linsenförmigen Blase, „seine weiteren Schicksale sind die bekannten, er veranlaßt die Bildung der primären (doppelwandigen) Entodermlamelle, aus der dann später vier Radiärkanäle und ein Ringkanal hervorgehen. Die Geschlechtsprodukte freilich läßt der Glockenkern im Gegensatz zu den Medusen nicht aus sich hervorgehen, obwohl sie in ihn zu liegen kommen. Denn die Eizellen bleiben nicht im Entoderm, dem Ort ihrer Entstehung, sondern sie wandern in den Glockenkern aus und zwar in das innere Blatt desselben, welches später zum Ektodermbelag des Spadix

wird und mit diesem zusammen das Manubrium der Meduse bildet.“ Zu dieser Ansicht kommt Weismann auf Grund seiner Schnittbilder. Es finden sich Eizellen außer im seitlichen Entoderm des Gonophors auch in der Entodermkuppe und später im Glockenkern. Zuletzt ist das Entoderm ganz frei von Keimzellen, weil alle in den Glockenkern übergetreten sind. Dadurch wird dessen Wand stark vorgetrieben und die Glockenhöhle erscheint nur noch als schmaler Spalt. Noch während dieser Wanderung beginnt die Entodermkuppe zu wachsen und sich zum Spadix zu erheben. Dadurch gewinnen die Eizellen im Glockenkern an Platz und ordnen sich wieder zu einfacher Schicht an, so daß das Gonophor ein ähnliches Bild bietet wie vor der Auswanderung der Keimzellen: eine epithelartig angeordnete Entodermschicht, um welche sich ein Mantel von Eizellen lagert. „Der Unterschied liegt — abgesehen von der inzwischen gebildeten Medusenglocke — darin, daß jetzt die Eizellen nur scheinbar im Entoderm selbst liegen, in Wahrheit aber außerhalb desselben im Ektodermmantel des Manubriums.“ Denn das Entoderm hat sich zwischen die Keimzellen gedrängt, sie auseinander getrieben und förmliche Follikel um sie gebildet. Aber eine Außenwand fehlt. Und diese wird vom Ektoderm gebildet, so daß die Eizelle in Wirklichkeit im Ektoderm liegt, obgleich sie im größten Teil ihres Umfanges an Entodermzellen grenzt. Sie liegt außerhalb der unsichtbar gewordenen Stützmembran. Innerhalb des Ringkanals bildet sich der Glockenmund, durch welchen das Manubrium weit herauswächst. Erst später holt die Glocke das Manubrium im Wachstum ein und birgt es wieder in seinem Inneren. Die Eizellen sind weit auseinander gerückt und springen sehr stark in das weite Lumen des Manubriums vor, während die umhüllenden Entodermfollikel zu ganz dünnen Membranen geworden sind.

Auch die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen aus jungen Entodermzellen ließ sich mit voller Sicherheit erkennen. Die jüngsten männlichen Gonophoren ähneln durchaus den jüngsten weiblichen Knospen und sind in der Tat nur durch ihre Stellung unterhalb des weiblichen Gonophors als männlich zu erkennen. Auch ihr Entoderm ist zunächst mehrschichtig und besteht aus ganz gleichartigen jungen Zellen. Erst später wird die Mehrzahl der jungen Entodermzellen reicher an Plasma und bekommt einen größeren, wenn auch noch nicht besonders stark tingierbaren Kern. Auch diese Spermatoblasten liegen nicht nur in der Tiefe

der Stützlamelle, sondern begrenzen teilweise die Leibeshöhle ebenso wie die Eizellen. Später drängen sie sich in der Seitenwand des Gonophors zusammen, während sich an der Spitze das regelmäßige, epitheliale Gewölbe der Entodermkuppe ausbildet. Darüber liegt schon die Anlage des Glockenkernes, die sehr bald als Hohlknospe die Entodermkuppe gegen die Leibeshöhle vortreibt. Sobald ihre Wandung sich zum Sack geschlossen und der Hohlraum sich zur Linsenform ausgeweitet hat, beginnt ein ganz ähnlicher Prozeß der Wanderung, wie ihn Weismann für die Eizellen beschrieben hat. Die männlichen Keimzellen wandern aus der Seitenwand der Geschlechtsknospe durch die Entodermkuppe in den Glockenkern aus. Die Wanderung in die Entodermkuppe muß zwischen den Radiärkanälen vor sich gehen. Später erhebt sich die Entodermkuppe zum Spadix, dessen Spermatoblastenmantel sich rasch verdickt und birnförmig wird, während der Glockenmantel sich mehr und mehr verdünnt. Trotzdem sind die vier Radiärkanäle fast immer gut zu sehen. Die Entodermlamelle der Glocke ist deutlich vorhanden, aber nirgends zeigt sich in ihr eine Spaltung in zwei Blätter und Bildung eines Lumens, dagegen erkennt man völlig deutlich den dünnen Ektodermüberzug des Hodens und die drei Schichten der Glockenwand. Nachdem der Hoden noch weiter gewachsen ist, verwandeln sich die Spermatoblasten in Spermatozoen. Zugleich bildet sich ein Glockenmund. Durch Reißen der dünnen Membran treten die reifen Spermatozoen ins Freie.

Wie wir sehen, erstrecken sich Weismanns Untersuchungen nicht auf die Urknospe. Er erwähnt sie zwar als einen doppelwandigen Blindsack, der am oberen Stammende in der Nähe des Vegetationspunktes der Individuengruppen vom Stamm entspringt, aber er glaubt, dies sei der Stiel der späteren Gonophorentraube; und seine erste Figur, in der er die Anfänge der Keimzellenbildung findet, zeigt uns eine schon vorgeschrittene Geschlechtsknospe. Dies mag vielleicht seinen Grund darin haben, daß das Material, welches Weismann untersuchte, sehr kontrahiert und ungünstig konserviert war, sonst wären ihm die Anfänge der Eibildungen in der Urknospe wohl kaum entgangen. Einen Schritt weiter bringt uns der nächste Beobachter, Richter, der in seiner Arbeit die Urknospe ganz besonders berücksichtigte. Er findet die Bildungsstätte der Eizellen im basalen Teile der Urknospe (Stammknospe Richters) und zwar auch im Entoderm. Sie entstehen also eher als die weiblichen Gonophorenknospen.

Dann treten sie in die Divertikel ein, die zu den späteren Gonophoren führen. Die anfänglich das Lumen des Divertikels prall füllenden Eizellen legen sich mit dessen Wachstum einschichtig an das Ektoderm an, während sie an der Leibeshöhle durch ein feines Epithel von Entodermzellen begrenzt werden. Dann wächst das Entoderm aus, drängt die Eizellen an der Spitze zurück und bildet unmittelbar unter dem Ektoderm eine einzellige, solide Schicht, die Ektodermkuppe Weismanns oder, wie Richter sie nennt, die Spadixplatte. Der Glockenkern erscheint als eine nach außen gerichtete Verdickung der basalen Schicht des Ektoderms, so daß seine Unterseite ganz eben erscheint. Die Spadixplatte hingegen ist gegen den Rand hin etwas aufwärts gekrümmt und bildet so mit dem Entoderm der Seitenwände des Gonophors eine Falte. „Diese erste Aufwärtskrümmung des Entoderms bildet die Wurzel der Radialschläuche und entsteht also durchaus unabhängig vom Glockenkern.“ Erst in der Folge dringt der zweischichtige, mit einem Lumen in der Mitte versehene Glockenkern gegen die Spadixplatte vor, wo er sich linsenförmig zwischen dem aufwärts gekrümmten Entoderm ausbreitet, in dem man gleichzeitig vier getrennte Radialschläuche erkennen kann. In diesem Stadium beginnt die Überwanderung der Eizellen in den Spadix. Dies geschieht in den Interradien, wo die vorgerückten Eizellen an die Spadixplatte direkt anstoßen. Ob nun die Eier von der Spadixplatte aus in den Glockenkern eindringen und ektodermal liegen, wie es Weismann annimmt, oder ob sie nur diese Wand vor sich herschieben und zwischen Entoderm und Ektoderm sitzen bleiben, welche Ansicht Chun vertritt, hat Richter nicht entscheiden können. Später ordnen sich die anfänglich dicht gedrängt gegen die Glockenhöhle vorgeschobenen Eier mit dem Wachstum des Gonophors in einer Schicht an. Zu gleicher Zeit wächst der Glockenkern nach abwärts, während im Innern die Eier von dem soliden Spadix begrenzt werden. Später dringt der Spadix zwischen die Eier ein und umwächst sie mehr und mehr. Zuletzt sind sie völlig vom entodermalen Spadix eingeschlossen bis auf eine kleine Strecke, wo das Ei an das Ektoderm stößt. Dies ist die spätere Austrittsstelle für das Ei. Eine Glockenkernschicht ist nicht mehr zu sehen. Nachdem dann der Glockenmund durchgebrochen ist, zieht sich der Glockenmantel über das Manubrium zurück, faltet sich kranzförmig um den Stiel des Gonophors und nimmt wieder bedeutend an Dicke zu.

Die männlichen Gonophoren entstehen am Stiel der weiblichen „als Ausbuchtung der unteren Wand des weiblichen Gonophors, zunächst eins". Später bildet sich an der Basis des ersten männlichen Gonophors das zweite. Die Zahl schwankte zwischen eins und drei. Die jüngsten Knospen der männlichen Gonophoren besitzen von Anfang an ein mehrschichtiges Entoderm, welches das Innere vollständig ausfüllt. Erst mit dem weiteren Wachstum bildet sich in der Mitte ein Lumen, das sich dann bis an die Spitze des Gonophors ausdehnt. Hier ordnet sich, wie bei den weiblichen Geschlechtsglocken, das Entoderm direckt unter dem Ektoderm zu der einzelligen, soliden Spadixplatte an. „Die übrigen Entodermzellen häufen sich in der Mitte des Gonophors zusammen. In dieser, das Gonophor in der Mitte wie ein Gürtel umziehenden, dicken Zone beginnt die Differenzierung der Entodermzellen zu männlichen Keimzellen." Die Anlage des Glockenkernes, seine Einsenkung ins Innere und die vier getrennten Radialschläuche bilden sich genau wie bei den weiblichen Gonophoren. Die Wanderung der Spermatoblasten nach der Glockenhöhle erfolgt hier direkt, sie rücken nicht erst in die Spadixplatte, sondern wandern in den Interradien sofort zwischen die entodermale Spadixplatte und den ektodermalen Boden der Glockenhöhle, welche allmählich ganz verdrängt wird. Die Bildung des Spadix erfolgt wie bei den weiblichen Gonophoren.

In der Übersicht der wesentlichsten Resultate des speziellen Teils führt Weismann noch einmal auf:

Hippopodius neapolitanus.

1. Keimstätte: Das Entoderm.

2. Keimzone: Die Knospe des Stiels der Gonophorentraube.

3. Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Entodermzellen.

4. Reifungsstätte: Das Ektoderm des Manubriums der sich vom Stock loslösenden Medusoide.

5. Wanderungen der Keimzellen: Von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in die Gonophorenknospe, dort Auswanderung durch die Stützlamelle in das Ektoderm des Manubriums.

Er fügt aber bei dem dritten Punkte als Fußnote hinzu: „soweit die direkte Beobachtung reicht." Dasselbe gilt von den übrigen Siphonophoren, die er beschrieben hat. Im allgemeinen Teil sagt er in bezug auf diesen Punkt: „Schwerlich wird es für diese mit solcher Zähigkeit festgehaltene Rückkehr ins Ektoderm eine andere Erklärung geben als die schon bei den Tubularinen

gegebene, nach welcher bei der Verschiebung der Keimstätte die alte Reifungsstätte von Anfang an beibehalten wurde. Da nun aber Keim- und Reifungsstätte ursprünglich identisch waren und beide im Ektoderm des Manubriums lagen, so folgt weiter, daß die Keimzellen ursprünglich ektodermaler Abkunft sind." Er glaubt, daß „Urkeimzellen" in sehr frühen Stadien, bevor noch die Knospe der Genitalanlage sich erhebt, aus dem Ektoderm her einwandern, aus denen dann erst die Keimzellen durch Teilungsprozesse hervorgehen. „Nur scheinbar ist die gleichartige Masse von Entodermzellen in der Sexualanlage einheitlich, in Wahrheit aber zusammengesetzt aus wirklichen, aber noch undifferenzierten Entodermzellen und aus den ebenfalls noch undifferenzierten Abkömmlingen aus dem Ektoderm eingewanderter Urkeimzellen." Aus seiner Theorie heraus schließt Weismann, daß die Keimzellen ihren Anfang im Ektoderm nehmen müssen.

Bei meinen Untersuchungen habe ich nun gefunden, daß die Geschlechtszellen wirklich im Ektoderm entstehen.

Eine Überwanderung in das Entoderm erfolgt aber sehr früh, bei den Eizellen bereits im basalen Teile der Urknospe. Ich habe schon oben erwähnt, daß dieser mehrschichtig ist. Und diese Stelle ist der Entstehungsherd der Keimzellen. Weniger trifft man sie dort, wo der Stamm in die Urknospe übergeht, weil der Stützlamelle nicht nur im Stamm, sondern auch noch an der Übergangsstelle in die Urknospe viele Muskelfibrillen ansitzen. Desto reicher an embryonalen Keimzellen sind die Seiten des basalen Stückes. Scheinbar sitzen auch in der Jugend viel mehr Keimzellen im Ektoderm als in älteren Stadien. Zu der Zeit, da die heteromorphen Glocken noch nicht entwickelt sind und die Urknospe sich eben erst ausgebildet hat, sieht man keine Geschlechtszellen. Schnittfigur 5, Taf. 1 stammt von einem sehr jungen Exemplar, das nur wenige Gruppenanhänge besaß. Ich habe den basalen Teil der Urknospe gezeichnet, um daran die Struckturverhältnisse zu erläutern. Jm Entoderm sieht man eben große Keimzellen. Leider ist dieses Stück ein wenig kontrahiert, sonst würden hier die Eizellen schon ebenso in einer Reihe liegen wie in Taf. 1, Fig. 4. Nach dem basalen Teile zu nehmen sie an Größe ab. In der geringen Menge gelben Plasmas liegt ein großer rötlichbrauner Kern, in dessen Mitte der helle Fleck, der sich in älteren findet, noch fehlt. Man sieht nur einen dunklen Nucleolus und außerdem eine reiche Zahl fast schwarzer Punkte mit unregelmäßigen, zerfaserten Grenzen. Es

sind Chromatinabscheidungen (Taf. 1, Fig. 7). Diese rücken allmählich an den Rand des Kernes, allerdings ohne ihn jemals zu verlassen. Bald treten zwischen diesen ganz jungen Keimzellen auch gewöhnliche Entodermzellen auf, im jüngsten Teile der Urknospe übertreffen sie sogar die Eizellen an Zahl. Im Gegensatz zum Entoderm sind im oberen Teile des Ektoderms nur Epithelzellen bemerkbar, wenn auch ihre Kerne verhältnißmäßig groß sind. Erst weiter abwärts, wo das Ektoderm anfängt mehrschichtig zu werden, zeigen sich Zellen, die hell gefärbt und bedeutend größer sind als ihre Nachbarn. In der geringen Menge gelben Plasmas liegt ein großer, rötlichbrauner Kern. In dessen Mitte befindet sich ein dunkler Nucleolus. Auch die oben beschriebenen Chromatinabscheidungen zeigen sich wieder. Diese Zellen gleichen also vollkommen den jungen Keimzellen im Entoderm bei *d* in Taf. 1, Fig. 5. Sie sind die „Urkeimzellen" Weismanns, die sich aus ektodermalen Zellen differenziert haben und später aus dem Ektoderm in das Entoderm übertreten, etwa an der mit *d* bezeichneten Stelle, aber auch weiter basalwärts. Distalwärts sind sie im Ektoderm nicht wieder zu finden. Einen tatsächlichen Durchgang kann man allerdings kaum beobachten. Wie es geschehen mag, davon kann man eine Vorstellung erhalten, wenn man den Schnitt genauer betrachtet (Taf. 1, Fig. 5). Die Stützlamelle bildet keineswegs eine gerade Linie. Oft liegen ihr Keimzellen ganz dicht an und drücken sie weit nach innen, meistens mit der spitzen Seite. Da sie sehr elastisch zu sein scheint, hält sie lange Zeit stand, dann aber reißt sie, schnellt zurück und schließt sich rasch, ohne eine Spur zurückzulassen. Die Eizelle aber befindet sich nun im Entoderm. Hier wächst sie rasch heran, beonders der Kern vergrößert sich. Die Plasmamenge, die diesen umgibt, ist äußerst gering, so daß die Grenzen der einzelnen Zellen weniger deutlich nachweisbar sind als in späteren Stadien. Der Kern junger Keimzellen zeigt bei Behandlung mit Heidenhain und Orange G eine rötlichbraune Farbe. In seiner Mitte sehen wir einen dunklen Nucleolus, den Chromatinabscheidungen umgeben, welche in Gestalt fast schwarzer Punkte mit zerfaserten Grenzen regellos um ihn herumliegen (Taf. 1, Fig. 6*a*). Aber während noch die Eizellen in dem Urknospenentoderm liegen, tritt eine Veränderung an dem Kerne auf. Der Nucleolus ist bedeutend gewachsen, und auf dem Schnitte sieht man, wie ihn ein heller Ring umgibt, dessen Ränder vielfach ausgebuchtet sind (Taf. 1, Fig. 6 *b*). Doflein er-

wähnt eine ähnliche Beobachtung an Tubularia. Er beschreibt, wie das Chromatin sich in Gestalt einer Hohlkugel, deren Höhe zwischen $^1/_2$ und $^1/_4$ des Kerndurchmessers schwankt, an der Peripherie angesammelt hat. Innerhalb der Hohlkugel befindet sich ein ungefärbter Raum, von dem sich schwer sagen läßt, ob er mit achromatischer Substanz erfüllt oder als vakuolenartige Bildung aufzufassen ist. Mehr oder weniger zentral schwebt darin der Nucleolus. Auf guten Präparaten sieht man diesen an wenigen feinen Fäden aufgehängt, welche von der chromatischen Hohlkugel ausgehen und aus schwach färbbarer Substanz bestehen. Auf meinen Schnitten konnte ich solche Fäden nicht entdecken. Dagegen war der Raum um den Nucleolus kräftig gefärbt, so daß er nicht als vakuolenartige Bildung aufgefaßt werden kann. Er besteht in den jugendlichen Stadien aus einer homogenen klaren Masse, in den älteren erscheint er feinkörnig. Das Chromatin wird immer mehr an die Peripherie des Kernes gedrückt, und man möchte glauben, daß es die hell gefärbte Kugel um den Nukleolus herum ist, die die Chromatinansammlungen immer weiter schiebt; denn von ihr drängen sich Fortsätze zwischen die Chromatine, die fast bis an den Rand des Kernes reichen (Taf. 1, Fig. 6 *c*, *d*). In älteren Keimzellen (Taf. 1, Fig. 7) werden die Grenzen dieser hellen Kugel etwas regelmäßiger, wenn auch noch lange nicht vollkommen glatt. Die helle Masse erfüllt fast den ganzen Kern, und die rötlichbraun erscheinende Substanz mit den Chromatinbrocken, die ursprünglich allein den Kern bildete, umgibt wie ein dünnwandiger Mantel, von dem zahlreiche Wülste nach innen vorspringen, die helle Kernkugel. Inzwischen zeigt auch der größer gewordene Nucleolus hellere Farben, in denen nur noch dunkle Flecken auftreten, die sich während der ganzen Entwicklungszeit erhalten. Mit dem Wachstum des Kernes vermehrt sich auch das Plasma ziemlich rasch, und der Kern rückt von der Mitte der Zelle weg weiter an den Rand, bis er schließlich ganz an der Peripherie der Keimzellen liegt, dort, wo das Ei, frei von dem Follikelepithel des Spadix, nur vom Ektoderm des Manubriums nach außen hin begrenzt wird.

Je weiter die Keimzellen in der Urknospe vorrücken, desto deutlicher zeigen sie eine bestimmte Anordnung. Sie liegen in einer Schicht und treten meist bis an die Stützlamelle heran. Auf den ersten Blick könnte man auch glauben, daß sie das Entoderm nach der Leibeshöhle zu abgrenzen. Dies ist aber

nicht der Fall. Die entodermalen Epithelzellen sind zwar sehr dünn, weil der ganze Platz von den Eizellen weggenommen wird, aber vorhanden sind sie stets. Ihre Kerne schieben sich zwischen die Geschlechtszellen, da sie sonst keinen Platz haben, und nur eine dünne Plasmaschicht trennt die Keimzellen von der Leibeshöhle. Nur dort, wo die Polypen sich einschieben, bemerken wir mehrere Schichten von Entodermzellen übereinander, so daß die Eier in Gruppen zu liegen kommen. Auf meinen Schnitten beobachtete ich je 6—8 Keimzellen beieinander. Solche Nester erwähnen auch Chun in seiner Monographie über Stephanophyes (1891) und Steche (1907). Was die Eizellen dazu treibt, sich in dieser Weise anzuordnen, ob es physiologische Reize sind oder mechanische Einwirkungen, das läßt sich bis jetzt nicht bestimmen. Bei Hippopodius könnte man glauben, daß es die Polypen sind, die sich in bestimmten Intervallen zwischen eine gewisse Anzahl von Eizellen einschieben und auf diese Weise eine Gruppierung der Geschlechtszellen herbeiführen. Jede solche Gruppe bildet dann ein Gonophor, in das die Keimzellen in einer Größe von durchschnittlich 35 μ eintreten. Zuerst liegen sie in einer Reihe ringsherum im ganzen Entoderm des Gonophors. Sie stoßen auch hier an die Stützlamelle und werden nach der Leibeshöhle zu von Epithelzellen begrenzt, wie es uns schon Weismann vorgeführt hat. Bald aber zeigt sich an dem Scheitel des Gonophorenektoderms eine Zellwucherung. Dies bedeutet den Anfang der Medusoidbildung. Denn sofort werden darunter die Keimzellen beiseite gedrängt von kleinen Entodermzellen, und es entsteht die Entodermkuppe Weismanns oder — nach Goette — die Spadixplatte, eine Bezeichnung, die ich für passender halte und demgemäß anwenden werde. Sie ist einschichtig, und ihre Zellen sind zylinderförmig. Die darüber gelegenen Ektodermzellen beginnen sich zu teilen. Die äußeren, welche später das ektodermale Epithel bilden, werden flacher; ihre Kerne legen sich mit der Langseite an die Peripherie des Gonophors. Im Gegensatz zu ihnen stehen die inneren, zur Bildung des Glockenkernes bestimmten, senkrecht zum Scheitel der Geschlechtsknospe. Sie vermehren sich durch einfache Teilung und bilden eine geschlossene, ellyptische Fläche. Dann treten sie in der Mitte auseinander, es entsteht die Glockenhöhle. Nach Weismann sollen sich jetzt die Radiärkanäle und ein Ringkanal bilden, indem sich durch Einsenkung des Glockenkernes eine doppelwandige Entodermlamelle entwickelt. Im Gegensatz zu dieser Behauptung meint Richter, anschließend an die Ansichten

Goettes, daß die Radiärkanäle aus selbständig auftretenden Magenrinnen hervorgehen, ohne daß der Glockenkern einen Einfluß auf sie ausübt. Ich bin dahin gekommen, mich für die Ansicht Richters zu entscheiden. Zuerst bilden sich vier Magenrinnen. Täniolen, die von verlängerten Entodermzellen gebildet werden, trennen sie voneinander. Diese schließen sich aber später, und so werden die vier Magenrinnen zu Magenschläuchen. Dann erst entsteht der Glockenkern und beginnt, sich in die Tiefe zu senken. Zuletzt verbindet ein Ringkanal am Scheitel des Gonophors die vier Magenschläuche. Der Glockenkern drängt nun als linsenförmige Blase den Spadix weiter nach unten. Zu derselben Zeit wandern die Keimzellen, die erst in einer Reihe im seitlichen Entoderm des Gonophors liegen, nach dem Scheitel zu. Sie treten in die Spadixplatte über, durchbrechen dann die Stützlamelle und dringen in die innere Schicht des Glockenkernes ein. Daß alle Eizellen erst in die Spadixplatte zu liegen kommen, möchte ich allerdings nicht behaupten. Auf meinen Schnitten zeigten sich oft Keimzellen, die bereits an der Spadixplatte vorbei noch weiter dem Scheitel zugewandert waren. Trotzdem können es nicht nur solche sein, die von der Wanderungsbahn abgeirrt sind. Es ist also möglich, daß die Eizellen auch von der Seite her in den Glockenkern eintreten, niemals aber in das obere Blatt, sondern stets in das untere. Hier liegen sie zunächst ohne Ordnung dicht gedrängt beieinander. Dadurch wird der Glockenkern sehr weit ausgedehnt; er dringt gegen die Glockenhöhle vor, und diese wird zu einem schmalen Spalt. Zugleich schiebt sich das Entoderm immer mehr zwischen das obere Blatt des Glockenkernes und das ektodermale Epithel, während der Glockenkern längs des Entoderms weiter nach dem Stiele des Gonophors zu wächst. Auf diese Weise wird der Glockenmantel dreischichtig. Er wird jetzt von dem primären Ektoderm, dem primären Entoderm und dem äußeren Blatt des Glockenkernes gebildet (Taf. 1, Fig. 7). Die Keimzellen in dem unteren Blatt des Glockenkernes gewinnen nun Platz, so daß sie sich wieder einschichtig anordnen können. Sie werden nach der Leibeshöhle zu von der Stützlamelle und der Spadixplatte begrenzt, die jetzt zum Spadix ausgewachsen ist. So hat es auch Weismann festgestellt. Dagegen behauptet Chun (1891, S. 623, Anmerk. 2), daß die Eizellen zwischen Ektoderm und Entoderm liegen blieben, nach jeder Schicht hin von einer zarten Stützlamelle umgeben. Richter hat gar keine Entscheidung getroffen. Nur in seiner

Zusammenfassung S. 607 sagt er: „Die männlichen Keimzellen lagern sich allgemein zwischen den ektodermalen Glockenkern und den entodermalen Spadix des ausgebildeten Gonophors, auch die Eizellen von Hippopodius nehmen aller Wahrscheinlichkeit nach dieselbe Lage ein.“ Ich möchte mich der Ansicht Weismanns anschließen. Daß die Keimzellen nicht im Entoderm des Spadix sitzen bleiben, wird dadurch bewiesen, daß eine starke Stützlamelle die Eizellen von Entoderm trennt. Sie befinden sich aber auch nicht in der Stützlamelle selbst; denn nach dem Ektoderm zu ist keine Stützlamelle zu sehen, wie Chun sie beschreibt, vielmehr bemerkt man auf Längs- wie auf Querschnitten in den Stadien, wo die Eier noch nicht gar so groß sind, deutlich eine Zellschicht zwischen Stützlamelle und Ei. Und diese ist ektodermal. Sie umgibt jede einzelne Keimzelle. Sogar Kerne liegen noch zwischen Stützlamelle und Eizellen. Später freilich, wenn die Eier immer mehr an Größe zunehmen, schieben sie die Kerne zurück. Das Plasma dieser Ektodermzellen jedoch wird nie verdrängt, es wird mit dem zunehmenden Wachstum des Eies nur immer dünner. Taf. 1, Fig. 7 zeigt deutlich, wie die Kerne aus dem schmalen Plasmastreifen herausgedrückt worden sind, das Plasma aber geblieben ist als ganz feine Schicht um die Keimzelle herum. Ich halte damit eine Einwanderung der Eizellen in das Ektoderm für bewiesen. Die weiblichen Geschlechtszellen liegen tatsächlich im Ektoderm, entsprechend der Behauptung Weismanns. Wenn das Manubrium weiter an Größe zunimmt, rücken die anfangs eng zusammgepreßten Eier auseinander. In die Zwischenräume dringen die Spadixzellen ein, umwachsen die Keimzellen mehr und mehr und bilden förmliche Follikel um sie. Schließlich bleibt nur noch ein kleiner Teil frei, wo das Ektoderm allein die Eizelle nach außen zu begrenzt. Es ist die Stelle, an der das Ei später aus dem Manubrium austritt. Diese enge Umschließung von dem entodermalen Spadix aus ist der Grund, weshalb man sehr geneigt sein könnte zu glauben, daß die Keimzellen im Entoderm lägen. Das Ektoderm, welches sie in Wirklichkeit umgibt, ist zu dünn, um ohne weiteres erkannt zu werden, und nur das Studium vorhergehender Stadien kann darüber Aufklärung geben. Für die Ernährung der Eizelle selbst hat es ja nicht die geringste Bedeutung, dazu sind das Plasma der Ektodermzellen und die Stützlamelle, die sie von den großen Spadixzellen trennen, viel zu fein und zu durchlässig. Unterdes ist auch am Scheitel die Glockenwand gerissen und hat sich nach dem Stiel hin zusammen-

gezogen, um später erst, nachdem das Manubrium seine endgültige Größe erreicht hat, dieses wieder zu überwachsen.

Genau wie bei den weiblichen Geschlechtszellen verhält es sich bei den männlichen. Auch diese entstehen im Ektoderm, wie Fig. 8 und 9, Taf. 2 veranschaulichen sollen. Das weibliche Gonophor in Fig. 8 war nahe daran, an den Stamm herabzurücken und mit dem Polypen zusammen eine selbständige Gruppe zu werden. Die Keimzellen liegen im Entoderm in einer Reihe. Es häufen sich noch keine Ektodermzellen an, um später durch Teilung den Glockenkern zu bilden. Ebenso fehlt jede Anlage zu einer Spadixplatte. Viele Ektodermzellen haben sich aber schon gestreckt und bilden ein dünnes Epithel mit flacheren Kernen. Nur an der Basis des Gonophors zeigt sich im Ektoderm ein Nest von Zellen mit runden Kernen, die heller gefärbt und größer sind als die übrigen. Deshalb ist hier das Ektoderm zwar einschichtig, aber dicker. Wenn man diese Erscheinung an weiter entwickelten Gonophoren untersucht und solche Zellen dann mit den Geschlechtszellen der männlichen Gonophoren vergleicht, so sieht man, daß es dieselben Zellen sind, die wir später als Samenzellen wiederfinden. Es gibt Stadien, in denen sie zum Teil schon im Entoderm, zum Teil noch im Ektoderm liegen. Die männlichen Keimzellen entstehen also genau so wie die weiblichen im Ektoderm, nur erfolgt ihre Überwanderung in das Entoderm nicht schon in der Urknospe, sondern erst dann, wenn soviel Platz vorhanden ist, daß ein männliches Gonophor sich an der Basis eines weiblichen ausbuchten kann. Es entsteht nur die Frage, wo die Spermatoblasten im Ektoderm so plötzlich herkommen. Ein Vergleich der Ektodermzellen untereinander lehrt es uns. Bei einem Gonophor, das so weit ausgebildet ist, wie Taf. 2, Fig. 9 zeigt, ist die Differenzierung der Ektodermzellen beendet. Wir sehen, wie sie vom Scheitel des Gonophors aus sich abgeplattet haben und wie ihre Kerne sich in die Länge strecken. Sie haben sich zu reinen Epithelzellen entwickelt. Nur an der Basis des Gonophors liegen jetzt noch männliche Keimzellen. Anders ist es in jüngeren Stadien. Da ist eine solche Differenzierung noch nicht eingetreten. Die Ektodermzellen sind noch kubisch, ihre Kerne sind groß und rund. Nur dort, wo das Gonophor sich schon etwas mehr von der Urknospe abhebt, bemerkt man bereits einige flachere Kerne neben größeren, runden (Taf. 1, Fig. 4 *gon.*). Der Höhepunkt der Differenzierung tritt aber erst später ein. Wenn die Gono-

phoren sich eben erst an der Urknospe ausbuchten, ist nichts von Spermatoblasten zu bemerken. Während also die weiblichen Keimzellen sich schon im basalen Teile der Urknospe aus Ektodermzellen bilden und bald darauf in das Entoderm übergehen, bleibt ein großer Teil des Ektoderms noch undifferenziert, geht mit den Gonophoren mit und differenziert sich erst, wenn die Eier bereits eine stattliche Größe erreicht haben, ein Teil zu Epithel, ein anderer zu Spermatoblasten, die nun in das Entoderm eindringen. Es erscheint zunächst sehr merkwürdig, daß die männlichen Keimzellen so spät entstehen, da doch die weiblichen schon so früh in der Urknospe auftreten. Es ist aber leicht erklärlich, wenn man bedenkt, daß die Spermatoblasten nur kurze Zeit an Volumen zunehmen, um dann durch fortgesetzte Teilung sich zu Spermatozoen zu entwickeln, die weiblichen Keimzellen dagegen lange wachsen müssen, ehe sie eine so stattliche Größe erreichen, wie wir sie von reifen Siphonophoreneiern kennen. Vielleicht hat es auch noch einen anderen Grund. An älteren Exemplaren von Hippopodius bemerkte ich nämlich fast reife männliche Gonophoren, während die weibliche Geschlechtsglocke derselben Gruppe schon geleert war. Es wäre demnach leicht möglich, daß durch dieses Nacheinanderreifen der Geschlechtsprodukte eine Selbstbefruchtung verhindert werden soll. Weismann behauptet zwar, an Stöcken mit reifen Eiern stets auch reife Spermatozoen gefunden zu haben; doch ist es gar nicht so leicht, den wirklichen Zeitpunkt der Reife zu bestimmen.

Wir haben gesehen, wie die Spermatoblasten sich aus Ektodermzellen differenzieren und in das Entoderm einwandern. Dieses war vorher eine dünne Schicht, nun schwillt es stark an und beginnt, sich zusammen mit dem Ektoderm auszubuchten, und zwar geschieht dies, wenn das weibliche Gonophor den Glockenkern abgeschnürt hat. Die Spermatoblasten liegen im ganzen Entoderm in mehreren Schichten (Taf. 2, Fig. 9). Bald aber beginnt auch das männliche Gonophor den Glockenkern vom Ektoderm abzutrennen. Zu gleicher Zeit bildet sich die Spadixplatte, welche die Geschlechtszellen zu beiden Seiten auseinanderdrängt, so daß die Spermatoblasten nun nur noch an den Seiten des Gonophors wie Polster daliegen. Die Kanäle entstehen in derselben Weise, wie es für die weiblichen Geschlechtsglocken angegeben wurde. Während sich dann der Glockenkern immer weiter abwärts senkt, beginnt eine Wanderung der Spermato-

blasten nach dem inneren Blatt des Glockenkernes zu. Dabei nehmen sie nicht nur den Weg durch die Spadixplatte, sondern sie treten auch unmittelbar vom seitlichen Entoderm in das Ektoderm des Glockenkernes über, wie schon Richter und Steche gegen Weismann behauptet haben. Daß sie wirklich in das Ektoderm übergehen, konnte ich auf allen Schnitten deutlich sehen. Sie lagen überall jenseits der Stützlamelle und ließen sogar noch vielfach eine plasmatische Schicht zwischen sich und der Stützlamelle, so daß sie dieser nur selten anlagen. Die Glockenwand bildet sich in derselben Weise wie bei den weiblichen Gonophoren. Sie zerreißt später und umgibt das Manubrium wie ein Kelch, sodaß es von diesem mindestens um das Doppelte überragt wird. Ganz ähnlich geht die Bildung des zweiten männlichen Gonophors vor sich. In Taf. 2, Fig. 9 sehen wir an der Basis der männlichen Geschlechtsglocke im Ektoderm noch männliche Zellen liegen, die sich erst differenziert haben, nachdem das erste männliche Gonophor schon mit Spermatoblasten gefüllt war. Sie wandern ebenfalls in das Entoderm und beginnen, eine neue Glocke auszustülpen, wenn die erste dabei ist, den Glockenkern zu bilden. Dann werden die zurückgebliebenen Ektodermzellen zu Epithel und nur an der Basis bleiben wiederum undifferenzierte Zellen zurück, die jedenfalls später zur Bildung des dritten männlichen Gonophors Verwendung finden werden, sobald das zweite den Glockenkern abschnürt. Damit scheint die Entwicklung männlicher Glocken erschöpft zu sein. Leuckart erwähnt zwar, daß er 3—6 unterhalb des weiblichen Gonophors beobachtet habe, doch kann eine so hohe Zahl wohl als Ausnahme hingestellt werden.

Bisher ist eine entodermale Herkunft der Siphonophorenkeimzellen nachgewiesen worden, obgleich mehrfach die Vermutung ausgesprochen wurde, daß die Geschlechtszellen im Ektoderm entstehen könnten. Namentlich Weismann zieht aus seinen theoretischen Erwägungen den Schluß, daß die Geschlechtszellen ektodermaler Herkunft sein müßten. Da er dies jedoch nicht feststellen konnte, nahm er an, daß Urkeimzellen, die man nicht von den entodermalen Epithelzellen unterscheiden könne, aus dem Ektoderm in das Entoderm einwanderten. Im Gegensatz dazu ist es mir gelungen, die Differenzierung der Keimzellen im Ektoderm nachzuweisen. Sobald dann die weibliche Geschlechtszelle eine bestimmte Größe erreicht hat, wandert sie in das Entoderm über. Dies geschieht nicht an ganz verschiedenen Stellen, sondern be-

schränkt sich auf den basalen Teil der Urknospe. Die zurückbleibenden Ektodermzellen differenzieren sich nun aber nicht sofort in Epithelzellen, sondern sie behalten ihren embryonalen Charakter. Erst später werden diejenigen am Scheitel des weiblichen Gonophors zu Ektodermepithel, während die anderen, welche an der Basis der Geschlechtsglocke liegen, sich in Spermatoblasten umwandeln und ebenso wie die Eizellen in das Entoderm überwandern, sobald das weibliche Gonophor den Glockenkern gebildet hat. Es differenzieren sich also bei Hippopodius die männlichen Keimzellen viel später als die weiblichen, während wir bisher gewohnt waren, von einer gleichzeitigen Differenzierung der Geschlechtsprodukte zu reden.

Goette hat nachgewiesen, daß bei Hydropolypen die Geschlechtszellen nicht nur im Ektoderm entstehen und als Urkeimzellen in das Entoderm übertreten, sondern daß sie sich auch im Entoderm bilden, indem eine gewöhnliche entodermale Epithelzelle sich quer teilt. Die der Leibeshöhle zugewandte Hälfte bleibt dann Epithelzelle, die andere Hälfte wird zur Keimzelle. Bei Hippopodius habe ich niemals eine entodermale Entstehung der Geschlechtsprodukte beobachten können, vor allen Dingen keine Querteilungen entodermaler Epithelzellen. Die Keimzellen entwickeln sich bei der von mir untersuchten Siphonophore stets aus embryonalen Ektodermzellen, nie aus differenzierten. Ebenso sind Ort und Zeit der Entstehung und Überwanderung ganz bestimmt.

Die Sexualprodukte von Hippopodius differenzieren sich im Ektoderm und liegen zuletzt wieder im Ektoderm im Manubrium.

Abyla pentagona.

Bei Abyla pentagona gestaltete sich das Studium über die Entstehung der Geschlechtszellen viel schwieriger als bei Hippopodius. Zunächst untersuchte ich die Urknospe für die Stammgruppen. Diese ist nierenförmig gestaltet, hat proximal glatte Grenzen und zeigt erst distalwärts Kerben, die Anfänge der künftigen Magenschläuche. Schnitte zeigen, daß sie aus zwei Schichten besteht, die durch eine Stützlamelle getrennt sind. Ektoderm wie Entoderm bestehen aus einer einfachen Lage von Zellen mit verhältnismäßig großen Kernen. Keimzellen oder Zellen, die sich zu solchen differenzieren, sind nicht zu sehen. Von dieser Urknospe schnüren sich die Freßpolypen ab. Durch Streckung

des Stammes rücken sie allmählich auseinander. Wenn sie älter geworden sind, wachsen an ihrer Basis die Fangfäden, ganz in derselben Weise wie bei Hippopodius. Ehe wir aber die Tentakelanlage bemerken, zeigt sich am Stamm, ganz in der Nähe des Polypen, eine Knospe, die sich später in wagrechter Richtung streckt. Etwa zwischen dem 20. und 25. Magenschlauch zerschnürt sie sich in das Deckstück und das Gonophor. Die dem Polypen nähere Hälfte wird zur Geschlechtsglocke, die andere zum Deckstück. Beide haben also eine gemeinsame Knospe. Durch weiteres Wachstum kommt das Deckstück über das Gonophor zu liegen. Es nimmt dann eine dreilappige, kleeblattähnliche Gestalt an, wie wir schon von Huxley, Gegenbaur und anderen wissen. In der weiteren Entwicklung umwächst es den Stamm, seine äußeren Zellen verflachen sich; nur um den Stiel herum liegen die Zellen in einem dichten Ringe und bilden dort die eigentliche Wachstumszone für das Deckstück. Während bei Diphyes die Deckstücke sehr bald entwickelt sind, dauert es bei Abyla lange. Letztere hat aber diesen Schutz auch nicht so nötig; denn der lange Stamm mit all seinen Anhängen hat in der geräumigen Unterglocke Platz. Er wird selten so weit ausgestreckt, wie man es bei Diphyiden beobachten kann. Erst die abgelöste Eudoxie braucht die Deckstücke, teils zum Schutze ihrer jungen Geschlechtsglocke, teils zum Schweben im Wasser. Deshalb hat das Deckstück seine kubische Gestalt auch erst dann erreicht, wenn das erste Gonophor zwar noch jung ist, aber doch in seinem Äußeren schon dem erwachsenen gleicht und der Ablösung nahe ist.

Das Gonophor entwickelt sich in derselben Weise, wie Richter angegeben hat und wie ich es schon bei Hippopodius ausgeführt habe. Nachdem es sich vom Deckstück getrennt hat, vergrößert es sich bald und nimmt eine eiförmige Gestalt an. Zunächst ist es noch eine zweischichtige Knospe. Die Zellen im Ektoderm wie im Entoderm sind kubisch; sie besitzen wenig Plasma, die Kerne sind groß und rund und befinden sich in lebhafter Teilung. Bald bildet sich vom Ektoderm aus der Glockenkern in Gestalt einer linsenförmigen Blase und senkt sich gegen die entodermale Spadixplatte ein. Sobald er diese aber etwa bis zur Mitte des ganzen Gonophors herabgedrückt hat, schiebt ihn der Spadix in der Richtung der Hauptachse wieder nach oben, während er an den Rändern noch weiter herabrückt. Bei Hippopodius ist die Glockenwand, trotzdem sie aus drei Lagen besteht, sehr dünn. Ihre Zellen sind schmal, langgestreckt, abgeplattet,

ebenso die Kerne. Kaum kann man die Schichtung noch erkennen. Anders bei Abyla. Hier nehmen die drei Schichten, nämlich das primäre Ektoderm, das primäre Entoderm und das äußere Ektodermblatt des Glockenkernes einen bedeutenden Raum ein (Fig. 10 *ect'*, *ent ect''*). Die Zellen haben ihre kubische Gestalt behalten, ihre Kerne sind groß. Erst später, wenn die Glocke bereits fünfkantig geworden ist, erscheint zwischen dem primären Ektoderm und dem primären Entoderm eine Gallertschicht, die Zellen des Ektoderms platten sich ab, und die Kerne legen sich ganz an den Außenrand. Bei der weiteren Vergrößerung strecken sich die Zellen nur in die Länge. Später geschieht dasselbe mit dem Entoderm und dem sekundären Ektoderm. Die Radiärkanäle entstehen in der von RICHTER angegebenen Weise. Es bilden sich zuerst die Magenrinnen, die durch Täniolen voneinander getrennt sind. Später schließen sich diese Rinnen zu Schläuchen. Dann senkt sich der Glockenkern nach unten. Nachdem die Glocke sich so weit ausgebildet hat, öffnet sie sich am distalen Pol. Aber das Manubrium wächst nie über den Glockenmund hinaus, wie es bei Hippopodius der Fall ist. Die Glocke bleibt stets bedeutend länger als das Manubrium. Bei Hippopodius dient sie dem Schutze der Geschlechtsprodukte. Damit ist ihre Funktion erledigt. Bei Abyla dagegen hat sie bei der Eudoxie, die abgeworfen wird, wenn Eier und Sperma noch lange nicht reif sind, außerdem für die Lokomotion zu sorgen. Daher muß sie kräftig entwickelt sein.

Es entsteht nun die Frage: Woher kommt die Knospe, die in sich die Anlage von Deckstück und Gonophor birgt, und wo entstehen die Geschlechtsprodukte?

Leider kann ich keine ganz sichere Antwort geben. Man kann wohl annehmen, daß die Knospe von Deckstück und Gonophor schon in der Urknospe vorhanden ist. Nur ist sie im Vergleich zu dem von vorn herein mächtig entwickelten Polypen sehr klein. Es wäre möglich, daß von der Urknospe eine Knospe abgeschnürt wird, von welcher der größte Teil zum späteren Magenschlauch wird, ein ganz kleiner aber Deckstück plus Gonophor ergibt. Andererseits wäre es ebenso gut denkbar, daß die Knospe für Deckstück + Gonophor zwischen je zwei Polypen läge und infolge ihrer Kleinheit keine wahrnehmbare Erhebung hervorbrächte. Bei dem vierten von der Urknospe abgelösten Magenschlauche saß sie jedoch schon in geringer Entfernung vom Polypen. Die Schwierigkeit, sie schon in der Urknospe zu erkennen, wird noch dadurch vergrößert,

daß man keine Geschlechtszellen sehen kann. Eizellen treten sehr weit unten erst auf und zwar stets in dem zukünftigen zweiten Gonophor. Ich untersuchte von verschiedenen Tieren die Eudoxien, die noch nicht vom Stamme losgelöst waren und fand in dem Manubrium der ersten Geschlechtsglocke stets nur Spermatoblasten. Dieselbe Beobachtung bringt Chun 1885, S. 525 und 1888, S. 1161. Ich bin daher der Ansicht, daß bei Abyla pentagona das erste Gonophor stets männlich ist, das zweite aber weiblich; ihm folgen ein drittes, männliches und ein viertes, weibliches usw. (vgl. auch Chun 1885!). Den Grund dafür, daß die erste Glocke immer männlich ist, kann man leicht einsehen. Die Eudoxien werden sehr jung abgeworfen, sie besitzen höchstens die halbe Größe der vollständig entwickelten. Deshalb muß die ganze Eudoxie noch wachsen, sowohl ihr Deckstück, das als Schutz vor allem nötig ist, wie ihre Glocke mit den Geschlechtsprodukten. Eier würden für sich bis zu ihrer Reife sehr viel Nährstoffe verbrauchen. Anders die Spermatoplasten. Sie wachsen nur kurze Zeit, um dann durch fortgesetzte Teilung in die winzigen Spermatozoen zu zerfallen. Wenn also die erste Glocke männlich ist, können viel mehr Nährstoffe zum Aufbau der Glocke und des Deckstückes verwendet werden, das Wachstum der somatischen Teile vollzieht sich schneller, und die Eudoxie kommt früher dazu, die ersten Geschlechtsprodukte auszustreuen. Ehe dies aber geschieht, hat sich schon die zweite Glocke mit ihren Eizellen ansehnlich entwickelt und fast die Länge der männlichen erreicht. Auf diese Weise wird der Zeitunterschied zwischen dem Ablösen der ersten und der zweiten Glocke geringer. Man kann demnach sehr gut verstehen, warum das erste Gonophor stets männlich ist und warum ständig eine männliche Glocke mit einer weiblichen wechselt.

Wie entsteht nun das zweite Gonophor und wo entwickeln sich die Geschlechtszellen? Chun meint, es bestehe in jeder Stammgruppe eine Urknospe, von der sich die Gonophoren links und rechts in regelmäßigem Wechsel abschnürten. Moser behauptet gegen Chun, daß eine zeitlebens sich erhaltende Urknospe nicht vorhanden sei. Die zuerst entstehende Gonophorenknospe entwickle sich wie bei der großen Mehrzahl der Calycophoriden restlos zur ersten Gonophorenglocke. Später sprosse dann am Stiel dieser ersten Gonophorenglocke die zweite Gonophorenglocke hervor, welche wiederum ihrerseits nachträglich die dritte Glocke produziere. Was Chun für die zeitlebens bestehende

Urknospe gehalten habe, sei nichts anderes, als die jeweils jüngste, eben angelegte neue Geschlechtsglocke. In dem letzten Punkte muß ich Moser recht geben. Eine Urknospe, aus der sich ein Gonophor nach dem anderen abschnürt, wie sich die Stammgruppen aus einer Urknospe abschnüren, gibt es nicht. Aber man kann schon am Totalpräparat an der Stelle, wo das Gonophor vom Stamm abzweigt, eine Verdickung der Stammschichten bemerken. Auf dem Schnitt (Taf. 2, Fig. 10) erkennt man dann, daß dort kubische Zellen mit großen, runden Kernen liegen, während sonst die Zellen am ganzen Stamm schmal und langgestreckt und ihre Kerne flachgedrückt und klein sind. Ganz dicht an der Basis des Stieles der ersten Glocke buchtet sich an dieser Stammverdickung das zweite Gonophor aus (Taf. 2, Fig. 10); es entsteht nicht, wie Moser behauptet, nur am Stiel der ersten Glocke. Soweit ich dieses zweite Gonophor zurückverfolgen konnte, fanden sich ganz junge Eizellen im Entoderm. Es waren niemals sehr viel, aber ich sah sehr häufig karyokinetische Figuren, welche auf eine Vermehrung durch Teilung schließen ließen. In jungen Stadien bemerkte ich Eizellen im Ektoderm, wenn auch nicht in so reichem Maße wie bei Hippopodius. Immerhin darf man wohl daraus schließen, daß bei Abyla die Keimzellen ebenso im Ektoderm entstehen wie bei Hippopodius. Der Mutterboden für alle Zellen, sowohl für diejenigen, welche zu Geschlechtszellen werden, als auch für die, welche die Glocke aufbauen, scheint demnach in der verdickten Schicht des Stammes zu suchen zu sein (Taf. 2, Fig. 10). Bei älteren Eudoxien beobachtete ich das älteste Gonophor stets in der Mitte, zu beiden Seiten saßen jüngere, die nach Moser der älteren jedesmal spiegelgleich aufgehängt sein sollen. Es muß sich also das eine Mal links von der Hauptsache, das andere Mal rechts davon eine Glocke abspüren. Das Knospungsgesetz Chuns (1891, 1892) würde demnach für Abyla seine Gültigkeit haben. Es fragt sich nur, wo die Urknospe zu suchen ist, von der diese Bildungen ausgehen. Eine besondere Ausbuchtung, etwa wie eine Stammurknospe, ist nicht da. Aber man könnte doch die Verdickung des Stammes, von der sich die einzelnen Glocken abschnüren und die auch die Geschlechtsprodukte, wenngleich noch nicht vollkommen differenziert, enthält, als Urknospe bezeichnen. Dann hätte das Chunsche Knospungsgesetz seine ganze Gültigkeit behalten, eine Urknospe, von der sich links und rechts im Wechsel die Gonophoren ausbuchten. Der Zeitpunkt für die Abschnürung

ist ebenfalls bekannt, sie erfolgt nämlich stets dann, wenn die ältere Glocke den Glockenkern gebildet hat. Über die Entwicklung und Reifung der Eier kann ich leider keine vollständigen histologischen Angaben bringen, da ich die meisten Eudoxien zu Züchtungsversuchen verwandt habe.

Rückblick.

Die Schwimmglocken von Hippopodius haben keine besondere Urknospe; die neuen entstehen vielmehr stets an der Basis der älteren und zwar immer dann, wenn letztere den Glockenkern abgeschnürt haben. Man kann demnach nur von einer Knospungszone der Schwimmglocken reden. Der Wechsel der Oberglocken bei Siphonophoren ist nicht nur eine Ausnahme, sondern bei einem großen Teile Regel. Es sind von diesem Gesichtspunkte aus zwei gleichwertige Gruppen in der Art zu bilden, wie es Chun früher vorgeschlagen hat. Der Ölbehälter ist in erster Linie ein Speicherraum, in dem Nahrungsstoffe angehäuft werden für Zeiten, in denen ein Erwerb von Beute unmöglich ist. Erst in zweiter Linie dient er als statisches Organ.

Die Stammanhänge von Hippopodius und Abyla entwickeln sich aus einer Urknospe, die als verdickte ventrale Anfangspartie unter der Stammwurzel sitzt. Bei Hippopodius entwickelt sie sich sehr früh, schon an den larvalen Stadien ist sie vorhanden, wenn auch klein und ohne differenzierte Zellen. Später findet eine teilweise Differenzierung in Epithelzellen und in weibliche Keimzellen statt. Von der Urknospe schnüren sich die Polypen und die Gonophoren in regelmäßigem Wechsel ab. Ob diese dabei anfangs eine gemeinsame Knospe bilden und sich erst später teilen, oder ob sie von vorn herein zwei getrennte Anlagen sind, ließ sich weder bei Hippopodius noch bei Abyla genau feststellen.

Bei Hippopodius gruppieren sich die Eizellen in einer Schnittebene zu je 6—8 in Nestern, zwischen denen sich stets ein Polyp einschiebt. Die männlichen Gonophoren werden viel später gebildet, sie buchten sich an der Basis des weiblichen Gonophors aus, sobald dieses den Glockenkern abgeschnürt hat.

Bei Abyla pentagona entsteht das Gonophor zusammen mit dem Deckstück aus einer Knospe. Eine Trennung erfolgt erst zwischen der 20. und der 25. Individuengruppe. Die erste Geschlechtsglocke ist stets männlich. Da die Spermatoblasten

nur kurze Zeit an Volumen zunehmen, kommen die vorhandenen Nährstoffe im Anfang den somatischen Teilen zugute, später den Eizellen. Denn dem ersten, männlichen Gonophor folgt ein zweites, weibliches, diesem wieder ein drittes, männliches und ein viertes, weibliches. Die folgenden Geschlechtsglocken entstehen nicht am Stiel der vorhergehenden, wie MOSER behauptet, sondern sie buchten sich von einer verdickten Zone am Stamm aus, allerdings ganz im der Nähe der Stielbasis, und zwar links und rechts im Wechsel. Wenn man diese Stammverdickung, die ja der Mutterboden sowohl für die Geschlechtszellen als auch für die somatischen Zellen ist, als Urknospe bezeichnet, so hat das CHUNsche Knospungsgesetz für Abyla seine volle Gültigkeit. Die Keimzellen entstehen auch hier sehr wahrscheinlich im Ektoderm.

Bei Hippopodius differenzieren sich die weiblichen Geschlechtszellen bereits im basalen Teile der Urknospe und zwar bestimmt im Ektoderm. Ebenso entstehen die Spermatoblasten im Ektoderm. Diese differenzieren sich aber erst dann an der Basis des weiblichen Gonophors, wenn letzteres nahe daran ist, von der Urknospe weg an den Stamm herabzurücken. Die Bildung eines neuen Gonophors erfolgt stets, wenn das vorhergehende, den Glockenkern abzuschnüren beginnt. In jeder Stammgruppe gibt es eine bis drei männliche, aber stets nur eine weibliche Geschlechtsglocke. Die Geschlechtszellen wandern bald nach der Differenzierung aus dem Ektoderm in das Entoderm und rücken später in das innere Blatt des Glockenkernes vor, ohne daß jedoch alle den Weg durch die Spadixplatte nehmen. Sie liegen also zuletzt im Ektoderm des Manubriums, wenngleich ihnen der entodermale Spadix dicht anliegt.

Literaturverzeichnis.

CHUN, C., Über die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitzungsbericht Akad. Wiss. Berlin 1882.

Ders., Über die cyklische Entwicklung der Siphonophoren. Sitzungsbericht Akad. Wiss. Berlin 1885.

Ders., Über Bau und Entwicklung der Siphonophoren. 3. Mitt. Sitzungsbericht Akad. Wiss. Berlin 1886.

Ders., Bericht über eine nach den Kanarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. Sitzungsbericht Akad. Wiss. Berlin 1888.

Chun, C., Die Kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. I. Stephanophyes superba und die Familie der Stephanophyiden. Abhandl. Senckenberg, Naturf. Ges., Bd. XVI, 3. Heft. Frankfurt a. M. 1891.

Ders., Über die Bedeutung der direkten Kernteilung. Schriften Phys. Oec. Ges. Königsberg, 31. Jahrg., 1891.

Ders., Die Kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. II. Die Monophyiden nebst Bemerkungen über Monophyiden des Pazifischen Ozeans. Abhandl. Senckenberg, Nat. Ges., Bd. XVIII. Frankfurt a. M. 1892.

Ders., Der Polymorphismus der Siphonophoren. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. II, 2. Abt. 11.—14. Lieferung. Leipzig 1896.

Ders., Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergebnisse d. Plankton-Exp. d. Humboldt-Stiftung, Bd. II. Kiel und Leipzig 1897.

Ders., Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1897.

Ders., Über K. C. Schneiders System der Siphonophoren. Zool. Anz., Bd. XXI, 1898.

Ders., Über den Wechsel der Glocken bei Siphonophoren. Bericht d. math.-phys. Klasse Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Bd. XLV, 1913.

Claus, C., Über Physophora hydrostatica nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. X, 1860.

Ders., Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XII, 1863.

Doflein, F. J. Th., Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXII, 1897.

Gegenbaur, C., Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen (Siphonophoren). Zeitschr. wiss. Zool., Bd. V, 1854.

Ders., Über Diphyes turgida n. sp. nebst Bemerkungen über Schwimmpolypen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. V, 1854.

Goette, A., Über die Entwicklung der Hydromedusen. Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904.

Ders., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 87, 1907.

Goto-Seitaro, Die Entwicklung der Gonophoren bei Physalia maxima. Journal of the College of Science, Imperial University, Tokio, Japan, Vol. X, 1897.

Huxley, T. H., The Oceanic Hydrozoa, a description of the Calycophoridae and Physophoridae observed during the voyage of H. M. S. „Rattlesnake“ in the years 1846—1850, Ray Soc. London 1859.

Kölliker, A., Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. Leipzig 1853.

Korotneff, A., Zur Histologie der Siphonophoren. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. V, 1884.

Leuckart, R., Zool. Untersuchungen. I. Die Siphonophoren. Gießen 1853,

Ders., Zur näheren Kenntnis der Siphonophoren von Nizza. Archiv f. Naturgesch., 20. Jahrg., 1854.

Moser, F., Über Monophyiden und Diphyiden. Zool. Anz. 38, 1911.

Ders., Über die verschiedenen Glocken der Siphonophoren und ihre Bedeutung. Zool. Anz. 39, 1912.

Ders., Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Halle 1912.

Ders., Der Glockenwechsel der Siphonophoren, Pneumatophore, Urknospen, geographische Verbreitung und andere Fragen. Zool. Anz. 43, 1914.

Müller, P. E., Jagttagelser over nogle Siphonophorer. Kopenhagen 1871.

Richter, W., Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool. 86, 1907.

Schneider, K. C., Mitteilungen über Siphonophoren. II. Grundriß der Organisation der Siphonophoren. Zool. Jahrbuch, Bd. IX, 1896.

Ders., Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. Zool. Anz. 21, 1898.

Steche, O., Die Genitalanlagen der Rhizophysalien. Zeitschr. wiss. Zool. 86, 1907.

Weissmann, A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Jena 1883.

Tafelerklärungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ect	Ektoderm.	*mn*	Manubrium.
eiz	Eizellen im Entoderm.	*n*	Kern.
eiz'	Eizellen im Ektoderm.	*nl*	Nucleolus.
ent	Entoderm.	*p*	Freßpolyp.
gon	Gonophor.	*pl*	Plasma.
glh	Glockenhöhle.	*rad*	Radiärkanal.
glk	Glockenkern.	*spbl*	Spermatoblasten.
glw	Glockenwand.	*stl*	Stützlamelle.
LH	Leibeshöhle.	*t*	Tentakel.
m	Muskelfibrillen.	*tz*	Stammzellen.

Taf. 1.

Fig. 1. Junge Schwimmglockenanlage einer Hippopodiuslarve. An der älteren definitiven Schwimmglocke S_1 hat sich eine jüngere S_2 ausgebuchtet. *ect* Ektoderm. *ent* Entoderm. *glk* Glockenkern. *stl* Stützlamelle. *tz* Stammzellen.

Fig. 2. Urknospe einer Hippopodiuslarve. *ect* Ektoderm. *ent* Entoderm. *stl* Stützlamelle.

Fig. 3. Oberer Teil einer erwachsenen Kolonie von Hippopodius. Man sieht oben die jüngsten Schwimmglocken S_1—S_3. Von den älteren sind nur die Ansatzstellen gezeichnet. S_4—S_8. *gon* Gonophoren. *p* Freßpolypen. *t* Tentakelanlagen. *u* Urknospe.

Fig. 4. Urknospe von Hippopodius (Längsschnitt). Die Eizellen haben sich zu je 6—8 gruppiert. p_1—p_8 Anlage der Polypen, die sukzessive an Größe zunehmen.

Fig. 5. Proximales Stück der Urknospe eines sehr jungen Exemplars. *b* Basaler Teil, in welchem die Keimzellen im Ektoderm entstehen. *d* Höchster Durchgangspunkt der Keimzellen in das Entoderm.

Fig. 6. Eizellen in verschiedenen Stadien (gleiche Vergrößerung). Innerhalb des Kernes (*n*) Chromatinabscheidungen, während von dem Nucleolus (*nl*), in dem dunkle Flecken sichtbar sind, sich ein heller Ring immer weiter ausbreitet. *pl* Plasma der Eizellen.

Fig. 7. Halber Querschnitt durch ein älteres Gonophor. Die Eier, die hier älter sind als in Fig. 6, liegen im Ektoderm des Manubriums (*mn*). Der helle Ring erfüllt fast den ganzen Kern. In der Glockenwand bemerkt man zwei Radiärkanäle (*rad*). *ect'* Primäres Ektoderm. *ent* Primäres Entoderm. *ect''* Ektodermales äußeres Blatt des Glockenkernes. *sp* Spadix.

Taf. 2.

Fig. 8. Junges weibliches Gonophor, an seiner Basis ektodermale Zellen, die sich zu Spermatoblasten differenziert haben (*spbl*).

Fig. 9. Etwas älteres Stadium eines Gonophors von Hippopodius. In dem weiblichen Gonophor hat sich der Glockenkern abgeschnürt, und das männliche hat sich eben ausgebuchtet. Im Ektoderm noch Spermatoblasten, die zur Bildung des zweiten männlichen Gonophors verwandt werden.

Fig. 10. Abyla pentagona. An dem Stamme das erste Gonophor, das männlich ist. Von der verdickten Stammzone (*v*) hat sich das zweite Gonophor, ein weibliches, abgeschnürt. *ect'* Primäres Ektoderm. *ga* Gallertschicht. *ect''* Ektoderm des äußeren Glockenkernblattes.

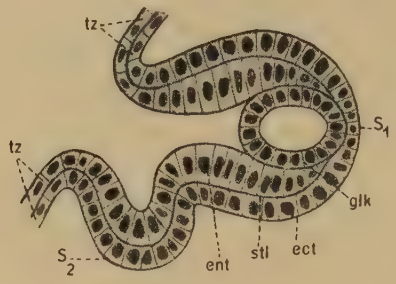

Fig. 1.

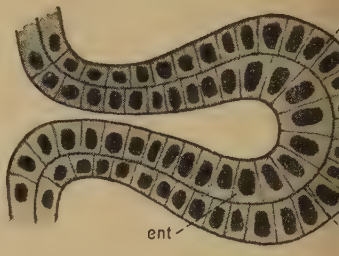

Fig. 2.

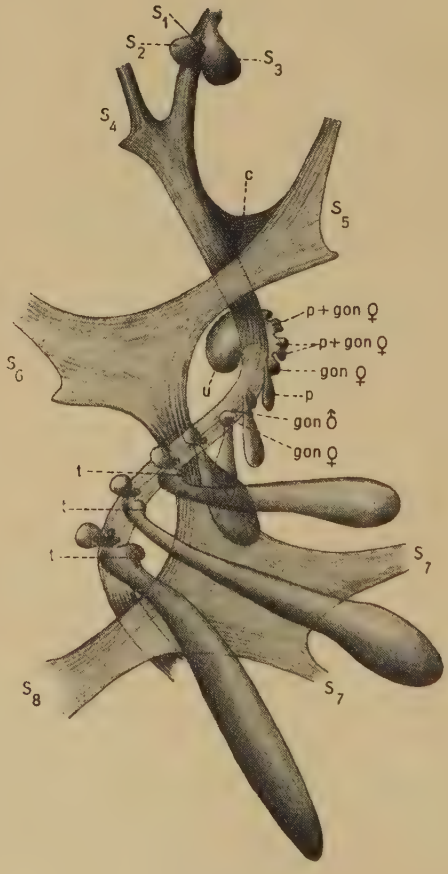

Fig. 3.

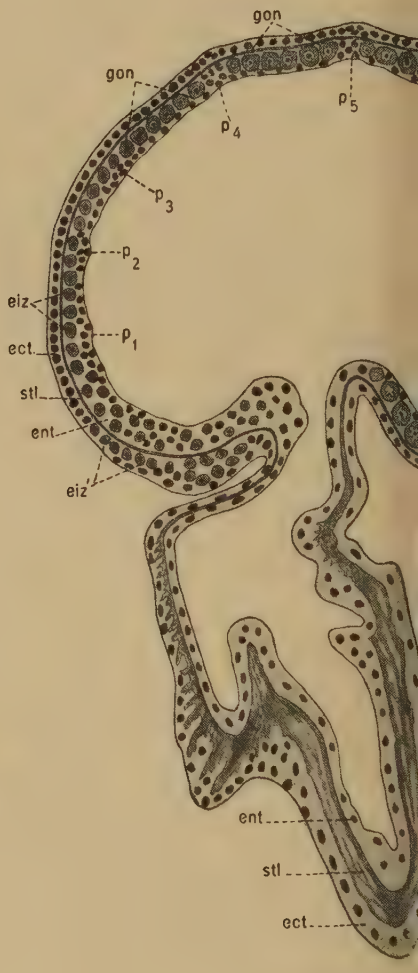

Fig. 4.

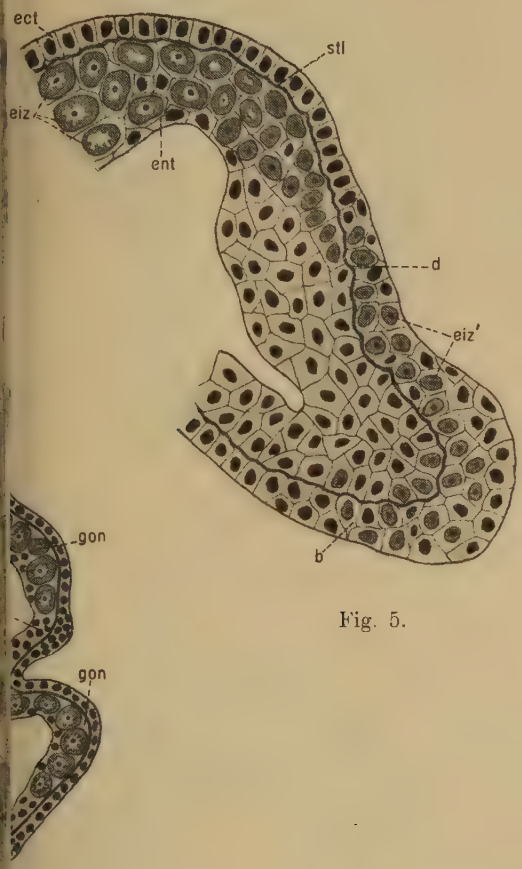

Fig. 5.

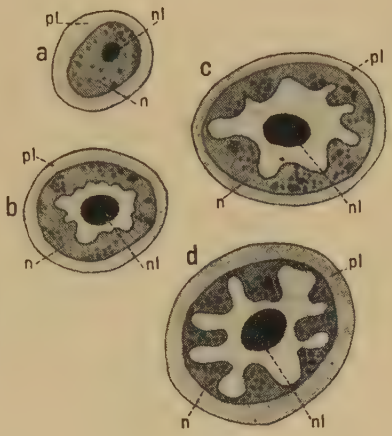

Fig. 6.

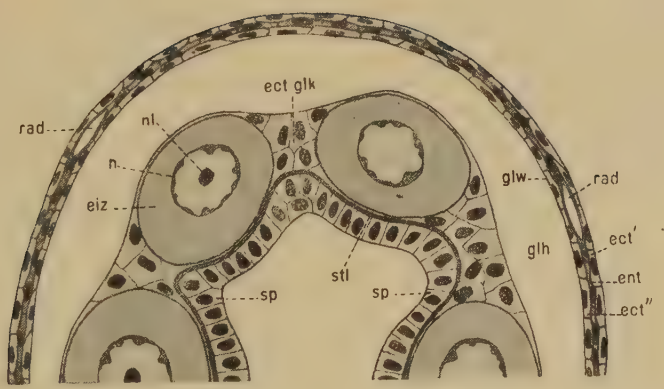

Fig. 7.

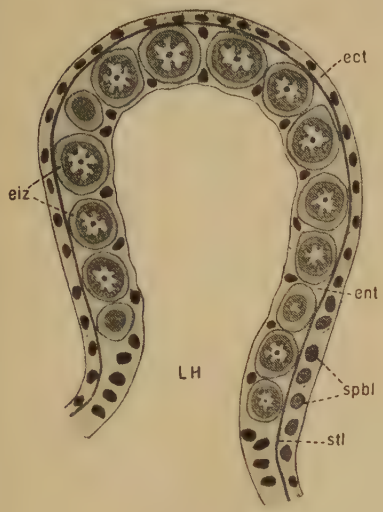

Fig. 8.

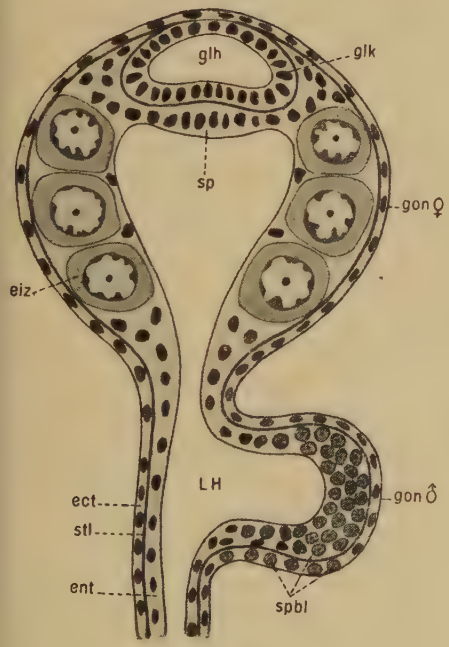

Fig. 9.

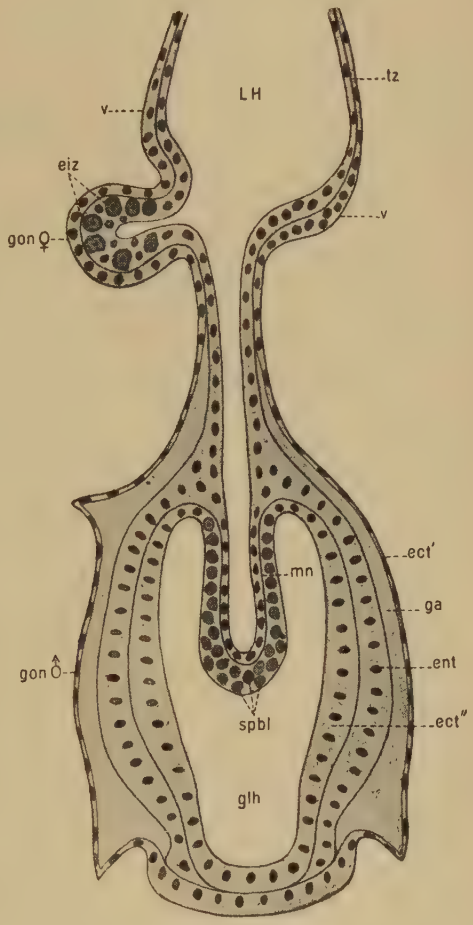

Fig. 10.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lebenslauf.

Ich, Georg Hermann Heyne, evangelisch-lutherischer Konfession, wurde am 9. Dezember 1887 als Sohn des verstorbenen Fuhrwerksbesitzers Joh. Heyne in Bautzen geboren. Zunächst besuchte ich die Bürgerschule meiner Vaterstadt, dann das Landständische Seminar daselbst. Dieses verließ ich Ostern 1908 mit dem Reifezeugnis und war bis Ostern 1911 Hilfslehrer in Niederau bei Meißen. Michaelis 1909 bestand ich die Wahlfähigkeitsprüfung, später die Maturitätsprüfung am Vitzthumschen Gymnasium zu Dresden. Seit Ostern 1911 bin ich an der Universität Leipzig immatrikuliert, wo ich mich besonders dem Studium der Zoologie widmete. Vom Februar bis Mai 1914 weilte ich an der zoologischen Station zu Villefranche sur mer, um Material zu vorliegender Arbeit zu sammeln.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.